

**Univerzita Karlova v Praze**

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Aneta Marková

**Stabilní isotopy ve studiu potravy Ursidae, včetně fosilních forem**  
**Stable isotopes in study of diet in Ursidae, including fossil taxa**

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Ivan Horáček CSc.

Konzultant: Mgr. Jan Wagner

Praha, 2011

**Čestné prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 18. 8. 2011

.....

Aneta Marková

**Poděkování:**

Na tomto místě chci poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Ivanu Horáčkovi, CSc a konzultantovi Mgr. Janu Wagnerovi především za výběr tématu bakalářské práce a pomoc při jejím zpracování. Děkuji také svým nejbližším za jejich podporu.

## Abstrakt

Složení potravy u zástupců čeledi medvědovitých (Ursidae) je často diskutovaným tématem. Dodnes však panují určité nejistoty o trofické úrovni některých fosilních skupin. Velmi užitečnou metodou, která napomáhá k určení trofické úrovně u fosilních druhů medvědů a k určení relativního zastoupení rostlinné a živočišné složky potravy u druhů recentních, je analýza stabilních izotopů.

Tato práce shrnuje poznatky o metodických přístupech a možnostech využití stabilních izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  ve studiu potravní ekologie medvědovitých. Výsledky analýz stabilních izotopů jsou prezentovány spolu s výsledky získanými jinými metodami. Pozornost je věnována skupinám, pro které existují relevantní izotopová data, se zvláštním zaměřením na medvědy jeskynní, jejichž trofická úroveň je v závěru zhodnocena za pomoci analýz stabilních izotopů i v kontextu evolučním a nutričním.

**Klíčová slova:** stabilní isotopy, potrava, potravní ekologie, Ursidae

## Abstract

Composition of food of members of the family Ursidae is often discussed topic. Up to now, however, there is some uncertainty about the trophic level of some fossil groups. Very useful method which helps us to determine the trophic level of the fossil species and determine the relative proportion of plant and animal components in the recent ones is the analysis of the stable isotopes.

This study summarizes present state of methodological approaches and possibilities of use of the stable isotopes  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  in the study of foraging ecology of bears. The results of the analysis of stable isotopes are presented together with results obtained by other methods. Attention is paid to groups for which the relevant isotopic data are available, with special emphasis on the cave bear, which trophic level is evaluated on the basis of stable isotopes analysis as well as in the evolutionary and nutrition context.

**Key words:** stable isotopes, diet, foraging ecology, Ursidae

## OBSAH

<b>1</b>	Úvod.....	6
<b>2</b>	Analýza stabilních izotopů (ASI) $^{13}\text{C}$ a $^{15}\text{N}$ .....	6
<b>2.1</b>	Stabilní izotopy a jejich standardy.....	6
<b>2.2</b>	Izotopy $^{13}\text{C}$ a $^{15}\text{N}$ v trofickém řetězci.....	7
<b>2.2.1</b>	Frakcionace izotopů v rostlinách.....	8
<b>2.2.2</b>	Frakcionace izotopů v tkáních živočichů.....	10
<b>3</b>	ASI ve studiu potravy recentních zástupců medvědovitých (Ursidae).....	13
<b>3.1</b>	Obecná charakteristika medvědovitých.....	13
<b>3.2</b>	Specifika ASI .....	15
<b>3.3</b>	Medvěd hnědý ( <i>Ursus arctos</i> LINNAEUS, 1758).....	16
<b>3.4</b>	Medvěd baribal ( <i>Ursus americanus</i> PALLAS, 1780).....	20
<b>3.5</b>	Medvěd ušatý ( <i>Ursus thibetanus</i> CUVIER, 1823).....	21
<b>3.6</b>	Medvěd lední ( <i>Ursus maritimus</i> PHIPPS, 1774).....	22
<b>4</b>	ASI ve studiu potravy fosilních zástupců medvědovitých (Ursidae).....	24
<b>4.1</b>	Materiál vhodný pro ASI.....	24
<b>4.2</b>	Medvědi jeskynní ( <i>Ursus</i> gr. <i>spelaeus</i> ).....	26
<b>4.3</b>	<i>Ursus deningeri</i> VON REICHENAU, 1904.....	28
<b>4.4</b>	<i>Ursus etruscus</i> CUVIER, 1823.....	29
<b>4.5</b>	Medvěd krátkočelý ( <i>Arctodus simus</i> (COPE, 1879)).....	29
<b>4.6</b>	<i>Agriotherium</i> sp. ....	30
<b>5</b>	Diskuze.....	30
<b>6</b>	Závěr.....	33
<b>7</b>	Seznam použité literatury.....	34

# 1 Úvod

Stabilní izotopy, dříve používané například v geologických a klimatologických výzkumech, našly uplatnění i ve fyziologii a ekologii rostlin a následně i v ekologii a paleoekologii živočichů. Od konce 70-tých let, kdy byly DeNirem a Epsteinem provedeny první experimentální výzkumy zaměřené na izotopy  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  a jejich možné budoucí aplikace v potravní ekologii, doznala analýza stabilních izotopů (ASI) značného rozmachu. Ten byl mimo jiné podpořen i technickým rozvojem umožňujícím rutinní izotopová měření. GANNES et al. (1997) zhodnotili situaci a nastínili oblasti, které si zaslouží další výzkum. Rovněž vyzvali k provedení více laboratorních experimentů a nyní, po více jak 10-ti letech, byla výzva obnovena (MARTÍNEZ DEL RIO et al. 2009, WOLF et al. 2009), protože v této oblasti stále zůstává řada nejasností a nezodpovězených otázek. I přes některé nejasnosti je ASI velmi užitečným nástrojem a často užívanou metodou k rekonstrukci složení potravy recentních i fosilních druhů. V současné době je hojně užívanou metodou i k určení relativního příspěvku rostlinné a živočišné (terestrické a marinní) složky v potravě recentních zástupců medvědovitých a k určení trofické úrovně u zástupců fosilních.

Cílem této bakalářské práce je sestavit přehled metodických přístupů a aktuálních poznatků týkajících se využití stabilních izotopů ve studiu potravní ekologie medvědovitých. Vymezit specifika a možnosti aplikace metody při hodnocení potravní ekologie zástupců medvědovitých a na základě neontologických poznatků kriticky zhodnotit stávající představy o potravní ekologii medvěda jeskynního a dalších fosilních zástupců čeledi.

## 2 Analýza stabilních izotopů (ASI) $^{13}\text{C}$ a $^{15}\text{N}$

V následující části jsou shrnuty základní principy a specifika chování stabilních izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  ve vztahu k vnitřnímu i vnějšímu prostředí a potravě živočichů. To je důležité pro pochopení variability izotopových hodnot u medvědů.

### 2.1 Stabilní izotopy a jejich standardy

Pojmem stabilní izotopy jsou označovány neradioaktivní formy týchž chemických prvků, lišící se počtem neutronů v atomovém jádře. Jelikož počet protonů zůstává konstantní, nemění se ani elektronová konfigurace izotopů. Rozdílná hmotnost izotopů téhož prvku však způsobuje nepatrné změny v rychlosti podléhání určitým chemickým reakcím, přičemž těžší

izotop zpravidla reaguje pomaleji. Tato mírná změna v síle vazeb se projeví v biogeochemických procesech změnou poměru izotopů vstupujících do reakcí a z reakcí vystupujících, tzv. izotopovou frakcionací (DeNIRO & EPSTEIN 1978; PETERSON & FRY 1987). Popsaný izotopový efekt je základním principem analýz stabilních izotopů. V ekologických a paleontologických studiích zaměřených na složení potravy medvědů jsou nejčastěji využívány poměry lehkých izotopů  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Izotopové složení vzorku je stanovováno ve specializovaných laboratořích hmotnostním spektrometrem (IRMS = Isotope Ratio Mass Spectrometry) a vyjadřováno v  $\delta$  hodnotách s obvyklou přesností 0,1 ‰ pro  $^{13}\text{C}$  a 0,2 ‰ pro  $^{15}\text{N}$ . Standardní zápis:

$$\delta X(\text{‰}) = [(R_{\text{vzorek}}/R_{\text{standard}}) - 1] \cdot 10^3, \quad (1)$$

kde X vyjadřuje zkoumaný vzácnější izotop ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) a R vyjadřuje molární poměr vzácnějšího, obvykle těžšího izotopu a jeho lehčí formy ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ). R vzorku je dělené poměrem zkoumaných izotopů v mezinárodním standardu. Pro dusík je používán jako standard poměr izotopů v atmosférickém vzduchu (AIR), protože se v něm poměr  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  v čase a prostoru nemění (WERNER & BRAND 2001). Pro uhlík byl používán poměr izotopů z rostra křídového belemnita *Belemnitella americana* ze souvrství Pee Dee Formation v Jižní Karolině (PDB = Pee Dee Belemnite), a protože zásoby toho materiálu byly vytěženy, Mezinárodní agentura pro atomovou energii (IAEA) jej nahradila tzv. Vídeňským standardem - VPDB (Vienna Pee Dee Belemnite) (viz Tab.1) (COLPEN 1994). IAEA k tomuto kroku přikročila, aby sjednotila laboratoře v užívání jednotného standardu a zabránila tak zmatku v užívání standardů na vzájemně si neodpovídající škále (COLPEN 1994).

**Tab.1** Mezinárodní standardy (R) izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  (CHANG & LI 1990 ex WERNER & BRAND 2001; DeBIEVRE et al. 1996 ex WERNER & BRAND 2001)

Prvek	Standard	Izotop	Relativní zastoupení (%)	$R_{\text{(standard)}}$
C	VPDB	$^{13}\text{C}$	1,1056	0,011180
		$^{12}\text{C}$	98,8944	
N	AIR	$^{15}\text{N}$	0,36630	0,003678
		$^{14}\text{N}$	99,63370	

## 2.2 Izotopy $^{13}\text{C}$ a $^{15}\text{N}$ v trofickém řetězci

V metabolických drahách rostlin a následně i v metabolických drahách živočichů dochází podle obecného předpokladu ke změně poměru ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ) neboli frakcionaci

izotopů, a proto se  $\delta$ -hodnoty různých potravních specializací liší (DeNIRO & EPSTEIN 1978; MINAGAWA & WADA 1984). Herbivorní, karnivorní a omnivorní skupiny živočichů vykazují rozdílné izotopové hodnoty zapříčiněné specifickými izotopovými hodnotami jejich potravy, ale rovněž fyziologickými faktory a environmentálními podmínkami (HILDERBRAND et al. 1996; ROTH & HOBSON 2000; McCUTCHAN et al. 2003; SPONHEIMER et al. 2003b; VANDERKLIFT & PONSARD 2003; CAUT et al. 2009). Ve většině případů dochází k obohacení tkání živočicha o izotop X (relativně k potravě), tedy  $\delta X_{\text{‰(potrava)}} < \delta X_{\text{‰(živočich)}}$ . V opačném případě, kdy  $\delta X_{\text{‰(potrava)}} > \delta X_{\text{‰(živočich)}}$ , je živočich nazýván ochuzeným o izotop X. Tato relativní označení se používají nejen pro  $\delta$ -hodnoty rostlinných a živočišných tkání, ale rovněž v dalších oblastech aplikace izotopových metod.

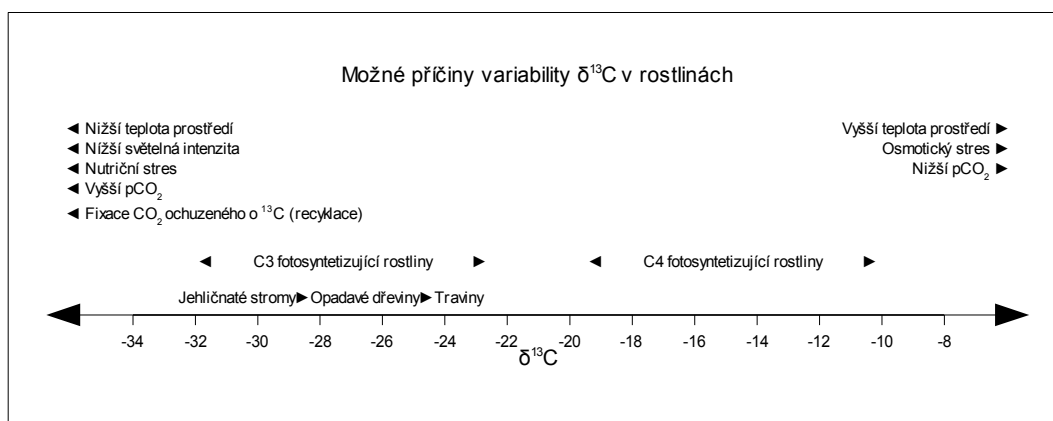
### 2.2.1 Frakcionace izotopů v rostlinách

Základ všech trofických sítí, a tudíž i základ pro izotopové studie zabývající se složením potravy živočichů, tvoří fotosyntetizující organismy. Specifické  $\delta$ -hodnoty různých skupin rostlin ovlivněné vnitřními a vnějšími faktory se promítají často do celého potravního řetězce. Naměřené izotopové hodnoty živočichů (zvláště herbivorů) potom odrážejí složení jejich potravy, ale i prostředí, v němž se stravovali.

Charakteristické a nepřekrývající se rozsahy  $\delta^{13}\text{C}$  hodnot rostlin, které jsou následně dobře rozpoznatelné i v tkáních živočichů, mají rostliny využívající rozdílný typ fotosyntézy. Hodnota  $\delta^{13}\text{C}$  v atmosférickém  $\text{CO}_2$  je přibližně -8 ‰ (EHLERINGER et al. 2000; MCCARROLL & LOADER 2004).  $\text{C}_3$  rostliny, které zahrnují všechny stromy a většinu keřů a bylin v chladných a temperátních oblastech, frakcionují  $^{13}\text{C}$  přijatý z atmosférického  $\text{CO}_2$  více než rostliny s  $\text{C}_4$  fotosyntézou. To je zapříčiněno větší afinitou enzymu 1,5-rubilózobisfosfát karboxylázy (RUBISCO) k  $^{12}\text{CO}_2$  (O'LEARY 1981). Střední  $\delta^{13}\text{C}$  hodnota  $\text{C}_3$  fotosyntetizujících rostlin je přibližně -27 ‰ (O'LEARY 1981, 1988; ARENS et al. 2000). Ve spodních patrech uzavřeného lesního prostředí mohou jejich  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty vlivem respirace rostlin, rozkladných procesů probíhajících v půdě a nižšímu osvitu klesnou až na -34 ‰ (EHLERINGER et al. 1986; BALASDENT et al. 1993; CERLING & HARRIS 1999; EHLERINGER et al. 2000). Sušší stepní oblasti mají naopak  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty zvýšené, a to na více jak -24 ‰ (CERLING & HARRIS 1999; ARENS et al. 2000). Mezi  $\text{C}_4$  rostliny, které se vyskytují typicky v tropických oblastech, se řadí také některé trávy temperátních stepí. Přibližné rozpětí jejich  $\delta^{13}\text{C}$  hodnot je od -20 ‰ do -9 ‰ (se střední hodnotou okolo -13 ‰) (O'LEARY 1981, 1988).  $\text{C}_4$  rostliny předřazují před reakci



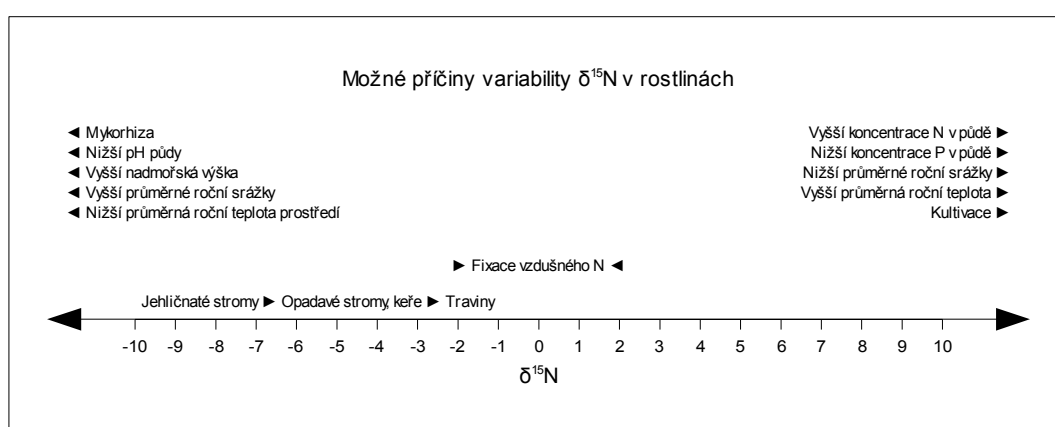
s RUBISCem v buňkách pochev cévních svazků, reakci  $\text{CO}_2$  s fosfoenolpyruvát (PEP) v buňkách mezofylu. PEP frakcionuje  $^{13}\text{C}$  jen mírně a RUBISCO má následně, vzhledem k uzavřenosti systému, jen omezenou možnost další frakcionace izotopu (O'LEARY 1988). CAM fotosyntetizující rostliny se vyskytují v aridních oblastech a jelikož nejsou živočíchy příliš využívány, jejich izotopové hodnoty nejsou při určování potravy významné. Podmínky prostředí jako nízká intenzita osvětlení, nízká okolní teplota nebo nedostatek minerálních látek a vody mohou posunout  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty a být tak příčinou jejich variability (viz Obr.1) (EHLERINGER et al. 1986; KÖRNER et al. 1991; BROOKS et al. 1997; CERLING & HARRIS 1999; ARENS et al. 2000). Neoddiskutovatelný význam má i současné antropogenní zvyšování koncentrace  $\text{CO}_2$  v atmosféře. Spalováním fosilních paliv s velmi nízkými  $\delta$ -hodnotami v období industrializace došlo k poklesu  $\delta^{13}\text{C}$  o 1,5 ‰ v atmosférickém  $\text{CO}_2$  (McCARROLL & LOADER 2004). K takto velkým výkyvům docházelo i v pleistocénních dobách ledových a meziledových (MARINO et al. 1992). To se samozřejmě projeví na izotopových hodnotách rostlin a dále se promítne do trofického řetězce (FENG 1998; ARENS et al. 2000).



**Obr.1** Možné příčiny variability  $\delta^{13}\text{C}$  v rostlinách a směry posunu izotopových hodnot. (podle EHLERINGER et al. 1986; O'LEARY 1981, 1988; KÖRNER et al. 1991; BROOKS et al. 1997; CERLING & HARRIS 1999; ARENS et al. 2000; upraveno)

Rostliny samotné izotop  $^{15}\text{N}$  zřejmě výrazně nefrakcionují, přesto vykazují vysokou variabilitu v hodnotách  $\delta^{15}\text{N}$ , na čemž se podílí řada faktorů (viz Obr.2) (DAWSON et al. 2002). Asi nejmarkantněji se projevuje způsob fixace dusíku. Rostliny fixující vzdušný dusík za pomoci diazotrofních bakterií mají hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  -2 až 0 ‰, tedy blízké hodnotě atmosférického dusíku (0 ‰) (HOBBIE et al. 2000; CRAINE et al. 2009). Ostatní rostliny mají  $\delta^{15}\text{N}$  více variabilní (přibližně -11 až 5 ‰) (HOBBIE et al. 2000; AMUNDSON et al. 2003). Také

mutualistický vztah s mykorhitickými houbami ovlivňuje  $\delta$ -hodnoty, a to zvláště v prostředích s nedostatkem dusíku (HOBBIÉ & COLPAERT 2003). Rostliny s erikoidní mykorhizou, charakteristickou pro řád Ericales (vřesovcotvaré), mohou mít  $\delta^{15}\text{N}$  o více než 4 ‰ nižší než rostliny bez mykorhizy nebo s arbuskulární mykorhizou, která je přítomna u většiny druhů (CRAINE et al. 2009). Ektomykorhizní rostliny, především konifery, mívají hodnoty ochuzené přibližně o 3 ‰ (CRAINE et al. 2009). V globálním měřítku se zvyšuje obohacení půdy, která je vždy obohacena vůči rostlinám na ní rostoucích, a rostlin s klesajícími průměrnými ročními srážkami a s rostoucí průměrnou roční teplotou (AMUNDSON et al. 2003). V lokálním měřítku potom dochází k ochuzení v souvislosti se vzrůstající nadmořskou výškou (HUBER et al. 2007).



**Obr.2** Možné příčiny variability  $\delta^{15}\text{N}$  v rostlinách a směry posunu izotopových hodnot. (podle Hobbie et al. 2000; Amundson et al. 2003; Hobbie & Colpaert 2003; Huber et al. 2007; Craine et al. 2009; upraveno)

### 2.2.2 Frakcionace izotopů v tkáních živočichů

Frakcionace izotopů, která se projeví v trofickém řetězci, počíná už na úrovni biomolekul dále tvořících živočišné tkáně. Lipidy mívají výrazně nižší  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty než proteiny a sacharidy (DeNIRO & EPSTEIN 1978; HEDGES 2003; JIM et al. 2004). Herbivoři mají obecně nejnižší  $\delta^{13}\text{C}$ , protože největší část jejich potravy je složena ze sacharidů, které bývají vůči proteinům ochuzené o  $^{13}\text{C}$  izotop (BOCHERENS & DRUCKER 2003; SPONHEIMER et al. 2003a;b). Značná variabilita  $\delta^{15}\text{N}$  hodnot živočichů živících se rostlinnými tkáněmi je způsobena jednak upřednostněním různých rostlin a jejich částí, ale rovněž fyziologií trávení jednotlivých taxonů. Karnivorní živočichové mají nejvyšší  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{15}\text{N}$ , což je zapříčiněno stravou bohatou především na proteiny, ale také obohacením připadajícím na další trofickou úroveň (BOCHERENS & DRUCKER 2003; FOX-DOBBS et al. 2007). Omnivorní živočichové tvoří

zvláště zajímavou skupinu pro aplikace izotopových metod, u medvědů ještě umocněnou zvláštnostmi metabolismu. Lišící se vzájemné poměry rostlinné a živočišné složky potravy vedou k  $\delta$ -hodnotám pohybujícím se v celém rozmezí obou dříve zmíněných skupin (BOCHERENS et al. 1994; HILDERBRAND et al. 1996; CAUT et al. 2008).

Následkem rozdílného metabolismu biomolekul přijatých v potravě a jejich obsahu v tkáních živočichů se  $\delta$ -hodnoty různých tkání často liší. Obohacení nebo ochuzení tkáně vzhledem k přijaté potravě, ale i rozdíly mezi tkáněmi v rámci jedince jsou často vyjadřovány diskriminačním faktorem  $\Delta$ :

$$\Delta_{A-B} = \delta X_A - \delta X_B \quad (2)$$

nebo faktorem obohacení (enrichment factor)  $\varepsilon$ :

$$\varepsilon = (\alpha - 1) * 10^3, \quad (3)$$

kde koeficient frakcinace  $\alpha$ :

$$\alpha = (\delta X_A + 10^3) / (\delta X_B + 10^3). \quad (4)$$

V těchto rovnicích index A označuje  $\delta$ -hodnotu izotopu X tkáně živočicha nebo reaktant u enzymaticky katalyzovaných reakcí a index B označuje  $\delta$  hodnotu potravy živočicha nebo produktu reakce. Někdy mohou být koeficient frakcionace respektive faktor obohacení opatřeny horním indexem " $\alpha^*$ " respektive " $\varepsilon^*$ " což znamená, že se jedná o ireverzibilní, tedy kinetickou frakcionaci (CERLING & HARRIS 1999). Tyto dva alternativní vzorce [(2); (4)] se mohou ve výsledku mírně lišit. V ekologických a paleontologických studiích je častěji používán jednodušší, a zřejmě i názornější, vzorec (2). Ten je používán i v tomto textu. Bude-li se zde hovořit o hodnotě obohacení či ochuzení (frakcionace), jde vždy o  $\Delta$ . Spočtené diskriminační faktory vyjadřující rozdíl v izotopových hodnotách mezi tkáněmi živočichů a potravou nebo mezi tkáněmi, jsou dále využívány, ať již pro definování různých vztahů nebo predikce složení potravy u dalších jedinců.

### **Materiály používané pro ASI**

Izotopové hodnoty jsou měřeny v různých tkáních tak, aby co nejvěrněji odrážely potravní zvyklosti zvířete, a to ve sledovaném úseku života jedince. Zatímco u paleontologických nálezů pleistocénní fauny je zjišťování izotopových hodnot většinou omezeno na kolagen a apatit kostí a zubů, ekologické studie zabývající se recentními druhy

mohou volit nejvhodnější materiál z mnohem širší nabídky (např. srst, drápy, krevní plazma, červené krvinky, svalová tkáň, trus, zuby, kosti apod.).

Kosti a zuby jsou často zachovány ve fosilním záznamu, což činí tento materiál vhodným pro izotopové studie vymřelých druhů a populací. Pro analýzu izotopu  $^{13}\text{C}$  bývá používána minerální složka apatit, získávaná ze zubní skloviny a kostí. Hydroxylapatit  $[(\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH},\text{F})_2)]$  obsahuje uhlík díky četným substitucím karbonátu  $\text{CO}_3^{2-}$  nebo hydrogenkarbonátu  $\text{HCO}_3^{2-}$  za fosfátovou  $\text{PO}_4^{3-}$  nebo hydroxylovou ( $\text{OH}^-$ ) skupinu. Uhlík získaný z apatitu pochází z energetického metabolismu, tedy především ze sacharidů a lipidů (HEDGES 2003; JIM et al. 2004; PASSEY et al. 2005). Protein kolagen, jehož mikrofibrily tvoří mezibuněčnou matrix pro ukládání anorganických látek, je pro izotopové studie získáván z kostí a zubního dentinu. Skládá se zejména z neesenciálních aminokyselin – glycinu, prolinu, hydroxyprolinu a hydroxylysinu. Uhlík obsažený v kolagenu proto může být odvozen jak ze strávených a metabolizovaných proteinů, tak i ze sacharidů a lipidů, zatímco dusík pochází téměř vždy ze strávených nebo metabolizovaných proteinů. Studie však ukazují, že kolagenový uhlík je z větší části odvozen z proteinů (HEDGES 2003; JIM et al. 2004).

Jelikož kost je biologicky aktivní tkáň, obě zmíněné složky jsou v kosti během života jedince neustále pomalu obměňovány (HEDGES et al. 2006). Zjištěné izotopové hodnoty tedy vypovídají o několika posledních letech života jedince v závislosti na rychlosti metabolismu druhu a stáří jedince (KOCH 2007; LEE-THORP 2008). Zubní tkáň naproti tomu rostou apozičně a časový úsek, o němž záznam metabolizované potravy vypovídá, souvisí s typem dentice. Sklovina i dentin brachyodontních zubů budou odrážet potravu z ranějších fází života a jejich  $\delta$ -hodnoty mohou být ovlivněny konzumací mateřského mléka (BOCHERENS et al. 1994, BOCHERENS & MARIOTTI 1997). Hypselodontní zuby naopak představují kontinuální záznam izotopových hodnot získaných z potravy v průběhu celého života jedince.

Fosilní pozůstatky mohou být pozměněny diagenzí, a proto byly vypracovány postupy zjišťující kvalitu zachování izotopových signálů. Zubní sklovina je nejméně porézní a předpokládá se, že vliv diagenetických změn je minimální (KOCH et al. 1997). Naopak kostní apatit je relativně porézní a tudíž náchylný k infiltraci vody a nečistot a není příliš vhodný pro ASI. Pro kolagen se míra zachování nejčastěji zjišťuje z procentuálního obsahu uhlíku a dusíku a jejich vzájemného molárního poměru, který by měl být blízký hodnotám získaným z „čerstvých“ kostí (2,9 – 3,6) (DeNIRO 1985 ex BOCHERENS et al. 1994).

Nevýhodou použití ASI na fosilním materiálu je její destruktivnost. Je třeba vhodně volit materiál určený k tomuto typu analýz, aby nedocházelo k ničení cenných muzejních exponátů. Invazivnost je zřejmě také důvodem toho, že se tato metoda jen zřídka užívá ke zjištění izotopových hodnot kolagenu a apatitu u recentních druhů. Zde je využívána zejména v experimentálních a paleoekologických pracích zjišťujících rozdíly v recentní a fosilní fauně.

Pro analýzu izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  u volně žijících savců je používána ve většině případů srst, ale i jiné keratinózní tkáně jako drápy a rohy. Ty zaznamenávají metabolizovanou potravu živočicha v době jejich růstu, tedy týdny až roky. Neinvazivnost při odebrání vzorků srsti, nenáročnost na uchovávání a možnost relativně rychlého vyhodnocení průměrné stravy na velkých geografických územích jistě přispěly k rychlému rozšíření této metody, a to především v Severní Americe a východní Asii. Významná je také možnost sledovat sezónní změny v potravním chování na úsecích dostatečně dlouhých chlupů. Tak byla určena například sezónní variace v potravě mamutů (IACUMIN et al. 2005), ale i medvědů ušatých (MIZUKAMI et al. 2005b).

V experimentálních studiích jsou u kontrolních skupin vhodnou volbou pro určení izotopové frakcionace krevní plazma nebo červené krvinky, které rychle reagují na změny v potravě (od několika dnů po týdny). U herbivorů bývají využívány ještě moč a trus, a to převážně k výzkumům hmotnostní bilance izotopů. Zřídka je používána svalová tkáň nebo orgány jako například ledviny, játra, mozek apod.. Nevyhovující je tkáň tuková, která je výrazně ochuzena o izotop  $^{13}\text{C}$  (HILDERBRAND et al. 1996).

### **3 ASI ve studiu potravy recentních zástupců medvědovitých (Ursidae)**

Kapitola se věnuje potravě a jejím sezónním preferencím u vybraných druhů medvědů. Izotopová data jsou pro dotvoření celkovostního obrazu uváděna společně s poznatky vycházejícími z přímých potravních analýz. Pozornost je věnována především medvědu hnědému, který (jakožto omnivor) má populace sahající od převážně herbivorních po téměř karnivorní. U ostatních druhů jsou nastíněny konkrétnější možnosti aplikace ASI.

#### **3.1 Obecná charakteristika medvědovitých**

Kraniodontální morfologie jednotlivých druhů medvědů vypovídá jednak o specializaci na určitý typ potravy, jednak o fylogenetické příslušnosti (SACCO & VALKENBURGH

2004; FIGUEIRIDO et al. 2009). Dentice má v původní podobě 42 zubů (zubní vzorec – 3142/3143), přičemž dochází k různým redukčním třenovým zubů (P1-3) a pouze P4 a p4 je vždy přítomen u všech druhů (MAZZA et al. 1995).

Trávicí soustava medvědů se výrazně neliší od ostatních zástupců řádu šelem (Carnivora) (DAVIS 1964). Medvědi jsou monogastriční. Mají velmi dlouhá střeva, která asi 7 krát přesahují délku těla (DAVIS 1964). Nemají však slepé střevo, což jim znemožňuje plně využít rostlinou složku potravy (DAVIS 1964; WELCH et al. 1997; RODE & ROBBINS 2000; RODE et al. 2001). Zatímco menší medvědi jsou schopni se živit pouze na rostlinných zdrojích, větší jedinci jsou nuceni stravovat se i na zdrojích energeticky bohatších, protože nutriční příjem z rostlinné potravy je nízký a jsou limitováni např. kapacitou trávicí soustavy, velikostí úst, ale i denzitou potravy (WELCH et al. 1997; RODE et al. 2001). Schopnost trávení rostlinného materiálu je stejná u herbivorní pandy i omnivorních medvědů (PRITCHARD & ROBBINS 1990). Experimentální studie zahrnující výrazně masožravé medvědy lední chybějí, avšak lze předpokládat, že fyziologie trávení je stejná nebo velmi podobná ostatním medvědům (DYCK & KEBREAB 2009). Efektivita trávení tuků a proteinů je přibližně stejná jako u ostatních šelem (CLAUSS et al. 2010). Tuková tkáň medvědů různých potravních specializací však vykazuje rozdíly v obsahu vody a délkách uhlovodíkových řetězců, zapříčiněné zřejmě složením potravy (CATTET et al. 2001; THIEMANN 2008).

Medvědi, kteří obývají oblasti s výraznými ročními teplotními výkyvy, se adaptovali na období snížené dostupnosti potravy zimní letargií, někdy označované jako hibernace. Během této doby nepřijímají potravu ani vodu a nevylučují. Tělesná teplota klesá přibližně o 4 °C a počet tepů se sníží ze 40 na 10 tepů/minutu (HISSA 1997). Nejedná se tedy o pravou hibernaci s výraznou změnou teploty jako např. u hlodavců (v následujícím textu budou pro zjednodušení používány oba termíny zástupně, ve smyslu zimní letargie). Protože během tohoto stavu ztrácí přibližně 350 g (především tuku) za den, musí si v aktivní fázi vytvořit dostatečné zásoby podkožního tuku (HISSA 1997; HILDERBRAND et al. 2000; BELANT et al. 2006). Aktivní perioda u omnivorních zimujících druhů medvědů začíná jarním probuzením z letargie. Od jara do začátku léta vyhledávají potravu bohatou především na obsah proteinů, důležitých pro tvorbu svalové hmoty (HILDERBRAND et al. 2000; VULLA et al. 2009). Poté, až do ulehnutí k zimnímu spánku, se stravují na plodech s vysokým obsahem cukru a dále na zdrojích bohatých na tuky (BEEMAN & PELTON 1980; NOZAKI et al. 1983; HILDERBRAND et al. 1999b; FELICETTI et al. 2003). Samice, které během hibernace rodí 1-4 mláďata, si musejí navíc

vytvořit podkožní tukové zásoby i pro gestaci a laktaci (GARSHELISH 2009). Nejvíce přibývají na hmotnosti jedinci, jejichž potrava je na podzim tvořena směsí plodů a živočišných zdrojů (RODE & ROBBINS 2000; ROBBINS et al. 2007).

### 3.2 Specifika ASI

Pro analýzu stabilních izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  u volně žijících medvědů je používána ve většině případů srst. Medvědi línají jednou ročně, a to přibližně od konce jara do podzimu, kdy bývá dostupná potrava bohatá na proteiny, i když začátek i průběh línání je silně ovlivněný množstvím a kvalitou potravy (JACOBY et al. 1999; AMSTRUP 2003; FELICETTI et al. 2003). Pesíky rostou přibližně od časného května do listopadu, zatímco podsada roste od konce léta a na podzim (JACOBY et al. 1999; HOBSON et al. 2000; JONES et al. 2006). Plně dorostlé pesíky odebrané od časného května do poloviny června zaznamenávají potravu z předešlého roku a pesíky odejmuté v podzimních měsících poskytují záznam  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  hodnot metabolizované potravy daného roku (FELICETTI et al. 2003). Izotopové hodnoty podsady jsou odrazem potravy asimilované na podzim. Dalším materiálem pro ASI jsou drápy, které rostou po celý rok, nicméně jarní přírůstek může být odvozen ještě z podzimní potravy předešlého roku (BELANT et al. 2006). Jako materiál pro určení izotopové frakcionace je u kontrolních skupin používána krevní plazma, a to kvůli jejímu rychlému metabolickému obratu. Izotopové hodnoty potravy se v plazmě medvědů stabilizují do 10 dnů a v červených krvinkách do 40 dnů (HILDERBRAND et al. 1996). Kostní kolagen, jehož  $\delta$ -hodnoty jsou záznamem průměrné stravy několika posledních let, je používán pro srovnání složení stravy historických populací s populacemi současnými. Krevní plazma a srst vykazují přibližně stejné obohacení vůči potravě (HILDERBRAND et al. 1996; Felicetti et al. 2003), ale časový úsek, který  $\delta$ -hodnoty vyjadřují, se liší. Izotopová hodnota těchto tkání je u medvěda obohacena oproti potravě podle vztahu (HILDERBRAND et al. 1996):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{tkáň}} = -10,34 + 0,42(\delta^{13}\text{C}_{\text{potrava}}), \quad (5)$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{tkáň}} = 4,76 + 0,91(\delta^{15}\text{N}_{\text{potrava}}). \quad (6)$$

Nevhodné pro odhad relativního složení potravy jsou tkáně mláďat a hladovějících jedinců. Krevní plazma a červené krvinky medvídat bývají obohaceny o téměř 2 ‰  $^{15}\text{N}$  vůči samicím. Izotopy uhlíku nevykazují žádnou změnu nebo jsou tkáně medvídat jen mírně ochuzené (JENKINS et al. 2001; POLISCHUK et al. 2001). Mláďata baribalů měla dokonce srst

obohacenou i o izotop  $^{13}\text{C}$  (HOBSON et al. 2000). Tyto změny, dříve považované za další trofický krok, jsou způsobené mléčnou výživou mláďat a s věkem postupně slábnou (JENKINS et al. 2001). Předpoklad, že medvěďata budou vzhledem k „uzavřenému“ metabolismu hibernujících samic obohacena více o  $^{15}\text{N}$  než mláďata nehibernujících druhů, se nepotvrdil (JENKINS et al. 2001; BALTER et al. 2006). Hladovějící jedinci bývají obohaceni o  $^{15}\text{N}$  a  $^{13}\text{C}$ , protože využívají pro energetický metabolismus proteiny (HOBSON et al. 1993; POLISCHUK et al. 2001).

Pro určení relativního složení potravy recentních druhů medvědů je třeba nejprve zjistit, čím se medvědi v dané lokalitě živí. K tomuto účelu je užívána nejčastěji analýza trusu, ale také rozboru obsahu žaludků nebo přímá pozorování. Poté jsou určeny střední  $\delta$ -hodnoty jednotlivých zdrojů, obvykle rozdělených do dvou (rostliny a živočichové) nebo tří (rostliny, terestrické živočichové a marinní živočichové) skupin, které se dostatečně liší v izotopových hodnotách.

Matematické modely používané k odhadu přijaté (asimilované) potravy u omnivorních druhů medvědů využívají izotopu  $^{15}\text{N}$  k odlišení dvou zdrojů potravy (rostlinný a živočišný) nebo dvou izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  k odlišení tří zdrojů (rostlinný, živočišný terestrický a živočišný marinní) (HILDERBRAND et al. 1996; HOBSON et al. 2000; BEN-DAVID & SCHELL 2001; PHILLIPS & GREGG 2001; PHILLIPS 2001). Tyto zdroje mají dostatečně lišící se a nepřekrývající se  $\delta$ -hodnoty. Někdy je důležité odhadnout v potravě relativní zastoupení více složek potravy. K odhadu až deseti možných zdrojů potravy za použití izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  je užíván „IsoSource“ model (PHILLIPS & GREGG 2003). Přesnějšího výsledku je možné dosáhnout vytvořením skupin s blízkými  $\delta$ -hodnotami, čímž se sníží počet „zdrojů“ (PHILLIPS et al. 2005). Model „závislý na koncentraci“, beroucí v úvahu poměr prvků (C/N), se kvůli chybným předpokladům a přílišné složitosti a neujal (PHILLIPS & KOCH 2002; ROBBINS et al. 2002).

### **3.3 Medvěd hnědý (*Ursus arctos* LINNAEUS, 1758)**

Medvěd hnědý obývá rozmanitá prostředí v rámci holarktické oblasti. Na severu a severozápadě Severní Ameriky jsou to především lesní, horské a arktické ekosystémy, stejně jako v severní Asii a Evropě (McLELLAN et al. 2008). Na Středním a Dálném Východě obývají medvědi hnědí také suché stepi (McLELLAN et al. 2008). Směrem k jihu jsou evropské a asijské populace často fragmentované, čítající pouze desítky až stovky jedinců (McLELLAN et al.



2008). Obrovský areál rozšíření je dán jejich schopností žít se potravou rostlinného a živočišného původu v různém poměru podle nabídky prostředí. Limitovaní jsou fyziologickými nároky na udržení kondice a před zimní letargií také nároky na vytvoření dostatečných zásob. Hmotnost medvědů v příbřežních oblastech Aljašky a Sibiře může dosahovat až 780 kg (NOWAK 2005). Běžnější je ovšem váha okolo 200 kg, přičemž samice váží asi o 25 % méně (HILDERBRAND et al. 1999b). Hmotnost medvědů je závislá na ročním období, protože ke konci léta a na podzim medvědi vytvářejí zásoby podkožního tuku důležité pro přečkání zimy v letargickém stavu. Hibernace trvá přibližně 7 měsíců v nejsevernějších oblastech rozšíření a do 3 měsíců u medvědů obývajících jižní Evropu, kde se také vyskytují častěji jedinci, kteří zůstávají aktivní po celý rok (SCHWARTZ et al. 2003; SWENSON et al. 2007). Tělo mají dlouhé od 150 až po 280 cm s výškou v kohoutku do 150 cm (GARSHELIS 2009). Značná variabilita ve velikosti a hmotnosti medvědů je dáвана do souvislosti s kvalitou potravy. Pokud se stravují pravidelně před zimou na lososech táhnoucích do trdlišť, jejich velikost a samozřejmě i hmotnost se zvyšuje více, než v oblastech kde využívají terestrické zdroje masa (BEN-DAVID et al. 2004; MOWAT & HEARD 2006). Nejmenší jsou medvědi, jejichž strava je tvořena téměř výhradně rostlinnými zdroji, jako jsou různé bobule a oříšky. Typické je hnědé zbarvení srsti bez protistínu, ale vyskytuje se celá škála barevných odstínů od velmi světlé, která je častější v populacích obývajících otevřená prostředí, po téměř černou, častější u medvědů obývajících lesy (PASITSCHNIAK-ARTS 1993; SCHWARTZ et al. 2003).

### **Relativní zastoupení tří složek potravy**

Potrava medvědů hnědých je tvořena širokým spektrem rostlin i živočichů. Přímým pozorováním, rozborů obsahu žaludků a analýzami trusu bylo zjištěno, že rostlinná složka zahrnuje zelené části, kořínky i plody několika stovek druhů rostlin a živočišnou složku potravy tvoří hmyz, měkkýši, obojživelníci, hlodavci, kopytníci a ryby (HEWIT & ROBBINS 1996; GARSHELIS 2009; VULLA et al. 2009). Analýza trusu je i přes korekční faktory náchylná k podcenění přijaté živočišné složky, protože medvědi stráví maso téměř beze zbytku a příjem masa je určen z nestravitelných částí, jako je srst (PRITCHARD & ROBBINS 1990; ROBBINS et al. 2004). Analýza izotopů  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  je zde využívána k přibližnému určení relativního zastoupení rostlinné, terestrické živočišné a marinní živočišné složky potravy nebo i detailnějšího složení za pomoci „IsoSource“ modelu, a to v různých ročních obdobích a různých prostředích rozlehlých geografických oblastí. Izotopy  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  v tkáních medvědů navíc zaznamenávají

relativní zastoupení skutečně asimilované potravy, a tedy odráží potřeby metabolismu lépe než analýza trusu, která je používána komplementárně k ASI pro zjištění rostlinného složení potravy. Nejčastěji jsou studovány populace hnědých medvědů z poloostrova Kenai (Aljaška), Britské Kolumbie a Yelowstonského národního parku s přilehlými oblastmi. Předpokládá se, že poznatky vycházející z těchto studií mohou být aplikovány i na populace hnědých medvědů obývajících podobné ekosystémy. Pro studium evropských populací jsou používány tradičnější metody jako analýza trusu nebo obsah žaludku (RIGG & GORMAN 2005; SWENSON et al. 2007; VULLA et al. 2009).

Ačkoliv medvědi nejsou schopni trávit celulózu, základní složku potravy medvěda hnědého tvoří ve všech areálech rozšíření rostlinný materiál (HILDERBRAND et al. 1999a; FELICETTI et al. 2003; MOWAT & HEARD 2006; VULLA et al. 2009). Zvláště na jaře, po opuštění brlohu, se hnědí medvědi stravují na dvouděložných rostlinách a travinách *sensu lato* (Poales), přičemž preferují širokolisté rostliny s vyšším obsahem proteinů a lepší stravitelností (HILDERBRAND et al. 1999a; RODE et al. 2001). Střední hodnota  $\delta^{13}\text{C}$  pro rostliny často konzumované medvědy (přibližně -27 ‰) bývá často generalizována a používána pro medvědy z různých ekosystémů (MOWAT & HEARD 2006). Střední  $\delta^{15}\text{N}$  hodnota je u rostlin velmi proměnlivá (od -2,8 do 2,3 ‰), většinou dosahuje mírně záporných hodnot. (HILDERBRAND et al. 1999a; JACOBY et al. 1999; MOWAT & HEARD 2006). Medvědi hnědí, jejichž potrava je tvořena téměř výhradně rostlinnými zdroji mají  $\delta^{15}\text{N} < 4$  ‰ a  $\delta^{13}\text{C} < -22$  ‰ (FELICETTI et al. 2003; MOWAT & HEARD 2006). Významnějším zdrojem proteinů, důležitých pro tvorbu svalové hmoty v první polovině aktivní periody, je terestrická fauna (HILDERBRAND et al. 1999a). V populacích obývajících boreální oblasti, Aljašku a severní část Britské Kolumbie, ale i jižněji v Yelowstonském národním parku medvědi často konzumují kopytníky (např. *Rangifer tarandus*, *Alces alces*, *Oreamnos americanus*), kteří jsou zde relativně hojní (HILDERBRAND et al. 1999b; MOWAT & HEARD 2006). Také u evropských populací medvědů tvoří živočišná složka na jaře a v létě podstatnou část potravy (SWENSON et al. 2007; VULLA et al. 2009). Podle podmínek prostředí dosahují herbivorní savci spolu s hmyzem  $\delta^{13}\text{C}$  hodnot od přibližně -26 ‰ pro temperátní oblasti k -22 ‰ pro tundru (KÖRNER et al. 1991; MOWAT & HEARD 2006). Střední izotopové hodnoty dusíku se liší více, což je zapříčiněno jednak vysokou variabilitou na úrovni samotných rostlin, ale také různými preferencemi herbivorů a nadmořskou výškou (např. u kamzíků). Při stanovování střední izotopové hodnoty živočišné složky potravy je tak třeba vycházet z dostupnosti konkrétních druhů kořisti. Nejčastěji jsou

u herbivorů naměřeny hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  v rozsahu 3 až 6 ‰ a u medvědů, pro něž jsou hlavním živočišným zdrojem, dosahují k 8 ‰ (FELICETTI et al. 2003; JACOBY et al. 1999).

Koncem léta a na podzim tvoří důležitou rostlinou složku potravy hnědých medvědů plody, a to dužnaté ovoce (např. *Vaccinium* spp., *Rubus* sp., *Sambucus* sp.), které je bohaté na cukry, a semena bohatá na proteiny a tuky (např. *Pinus* spp., *Quercus* spp.) (WELCH et al. 1997; FELICETTI et al. 2003; JONES et al. 2006). Lesní plody mají nízké  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty (BEN-DAVID et al. 2004; EDWARDS et al. in press), což by mohl být důsledek ochuzení  $\text{CO}_2$  spodních pater lesa o  $^{13}\text{C}$  zapříčiněný recyklací rozkládajícího se organického materiálu. V Greater Yellowstone Ecosystem, kde dužnaté plody tvoří významnou část podzimní stravy, může být důležitým faktorem pro vytvoření podzimních tukových zásob úroda oříšků borovice bělokmené (*Pinus albicaulis*) (JACOBY et al. 1999; FELICETTI et al. 2003). Kaloricky bohatá strava je důležitá pro vytvoření zásob tuku pro zimní hibernaci a u březích samic navíc pro gestaci a laktaci (HILDERBRAND et al. 2000). FELICETTI et al. (2003) použili ke zjištění příspěvku oříšků asimilovaných medvědy v Greater Yellowstone Ecosystem a přilehlých oblastech vztah izotopů  $\delta^{15}\text{N}$  a  $\delta^{34}\text{S}$ . Zatímco  $\delta^{15}\text{N}$  má u oříšků střední hodnotu přibližně stejnou jako ostatní rostlinný materiál, hodnota 9,2 ‰ pro  $\delta^{34}\text{S}$  je minimálně o 4,7 ‰ vyšší než střední hodnoty jiných zdrojů využívaných medvědy v této oblasti (FELICETTI et al. 2003). Medvědi využívající tento zdroj potravy měli hodnoty  $\delta^{34}\text{S}$  přibližně 4 až 6 ‰ a  $\delta^{15}\text{N}$  okolo 6 ‰ (FELICETTI et al. 2003). V oblastech, kde jsou sezónně hojní lososi (*Onchorhynchus nerka*, *O. keta*, *O. gorbuscha*), tedy především při západním pobřeží Severní Ameriky, převažují u většiny medvědů v podzimní stravě nad jinými živočišnými zdroji (HILDERBRAND et al. 1996; HILDERBRAND et al. 1999b; MOWAT & HEARD 2006; FORTIN et al. 2007). Anadromní druhy lososů mají hodnotu  $\delta^{13}\text{C}$  okolo -20 ‰ a  $\delta^{15}\text{N}$  hodnotu okolo 12 ‰ (MOWAT & HEARD 2006). Jelikož je marinní trofický řetězec delší než terestrický, dochází u anadromních druhů lososů k většímu obohacení o  $^{15}\text{N}$  i  $^{13}\text{C}$  izotop než u terestrických živočichů (HILDERBRAND et al. 1996). Medvědi, kteří se jimi ve větší míře živí, mají  $\delta^{13}\text{C}$  větší než 19 ‰ a  $\delta^{15}\text{N}$  větší než 10 ‰ (HILDERBRAND et al. 1996, 1999b; MOWAT & HEARD 2006; FORTIN et al. 2007). Izolované populace lososů nerka (*Onchorhynchus nerka*), obývající sladkovodní ekosystémy po celý život, mají velmi nízké  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty (-31,1 ‰) a středně vysoké hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  (6,7 ‰) a zdají se být důležitou složkou potravy hlavně pro mladé medvědy, kteří pak mohou mít  $\delta^{13}\text{C}$  podobné medvědům živícím se převážně rostlinami (MOWAT & HEARD 2006). U severoamerických medvědů poměr přijaté živočišné složky, zvláště pak lososů, pozitivně

koreluje s hmotností medvědů, velikostí vrhu samic, populační hustotou a velikostí lebky (HILDERBRAND et al. 1999b; MOWAT & HEARD 2006). V Evropě koreluje karnivorie medvědů se zeměpisnou šířkou, ale vztah s hmotností nebyl nalezen (SWENSON et al. 2007; VULLA et al. 2009).

### **3.4 Medvěd baribal (*Ursus americanus* PALLAS, 1780)**

Medvěd baribal je rozšířen pouze na Severoamerickém kontinentu, a to od severu Mexika po aljašskou tundru (GARSHELIS et al. 2008). Baribalové obývají především lesní ekosystémy v temperátním a boreálním pásmu, ale i subtropické křovinové lesy v Mexiku (GARSHELIS et al. 2008). Vnitrodruhová variabilita je podstatně nižší než u medvědů hnědých a i pohlavní dimorfismus je u nich méně výrazný. Délka těla sahá od 120 do 190 cm s kohoutkovou výškou do 90 cm (GARSHELIS 2009). Hmotnost (rovněž závislá na ročním období) se pohybuje okolo 120 kg (GARSHELIS 2009). Srst je kratší a je zbarvena černě až na okrově hnědý čenich. Vyskytují se ale i baribalové různých odstínů hnědé (v jihozápadní části kontinentu tato barevná fáze dominuje), bílí a vzácně i stříbřití (ROUNDS & RICHARD 1987). Délka hibernace odpovídá medvědům hnědým a opisuje stejnou geografickou závislost (BECKMANN & BERGER 2003).

#### **Kompetice s medvědem hnědým**

Stejně jako u medvědů hnědých je složení potravy baribalů studováno přímým pozorováním potravního chování, rozborů obsahu žaludků a především rozborů trusu. Medvědi baribalové jsou omnivoři, ale ve větší části jejich geografického rozsahu jsou výrazně herbivorní a více než 80 % roční asimilované potravy je rostlinného původu (BEEMAN & PELTON 1980). Příjem rostlinné složky je největší na jaře, kdy se stravují z větší části na travinách (BEEMAN & PELTON 1980; BALDWIN & BENDER 2009). Izotopové hodnoty krevní plazmy v populaci medvědů ze západního Washingtonu s téměř 90 % potravy rostlinného původu jsou velmi nízké a dosahují přibližně -27 ‰ pro  $\delta^{13}\text{C}$  a 2 až 5,5 ‰ pro  $\delta^{15}\text{N}$  (PARTRIDGE et al. 2001). Na jaře mnoho medvědů baribalů strhává kůru z jehličnatých stromů a stravuje se na jejich vodivých pletivech (např. *Pseudotsuga menziesii*) (KIMBALL et al. 1998; PARTRIDGE et al. 2001). Od léta do podzimu v potravě roste zastoupení plodů a terestrických živočichů (BEEMAN & PELTON 1980; BALDWIN & BENDER 2009). Podstatnou část tvoří hmyz a zvláště mravenci, kteří mají vysoký obsah proteinů a tuků (AUGER et al. 2004; BALDWIN & BENDER

2009). Jejich izotopové hodnoty se překrývají s hodnotami dalších živočišných zdrojů (HOBSON et al. 2000). V podzimních měsících jsou výrazně frugivorní, ale zřejmě pro větší efektivitu v příjmu hmotnosti konzumují i při hojnosti plodů hmyz a menší savce (RODE & ROBBINS 2000; BALDWIN & BENDER 2009). ASI je u medvědů baribalů využívána nejčastěji pro zjištění potravní kompetice v oblastech se sympatrickým výskytem s medvědem hnědým. V Britské Kolumbii vykazují populace obou druhů nízké a přibližně stejné izotopové hodnoty značící nízký obsah živočišných proteinů v potravě (HOBSON et al. 2000). Také v dalších oblastech (Wyoming, Montana, Idaho) bez přístupu k marinním zdrojům masa měly oba druhy podobné  $\delta$ -hodnoty (JACOBY et al. 1999). Na Aljašce, v okolí řek s táhnoucími lososy, tvoří tento zdroj až 50 % potravy alopatrických baribalů s hodnotami -20 ‰ pro  $^{13}\text{C}$  a 8 ‰ pro  $^{15}\text{N}$  (JACOBY et al. 1999). Pokud však danou oblast obývá i medvěd hnědý, dle očekávání jsou v potravě baribalů zastoupeni lososi výrazně méně nebo úplně chybí. Medvědi si tedy zřejmě příliš nekompetují o terestrické zdroje, ale spíše o energeticky bohaté marinní zdroje a vítězí větší a agresivnější medvěd hnědý (JACOBY et al. 1999; BELANT et al. 2006; FORTIN et al. 2007).

### **3.5 Medvěd ušatý (*Ursus thibetanus* CUVIER, 1823)**

Medvěd ušatý je rozšířen od jivýchodní části Ruska přes jihovýchodní a jižní Asii až po Írán (GARSHELIS & STEINMETZ 2008). Jeho areál se částečně překrývá s areály medvěda malajského (*Helarcos malayanus* (RAFFLES, 1821)), medvěda pyskatého (*Melursus ursinus* (SHAW, 1971)) a hnědého (GARSHELIS & STEINMETZ 2008). Medvědi ušatí bývají menší nežli baribalové s tělem dlouhým 110 až 190 cm a váhou okolo 100 kg (GARSHELIS 2009). Srst mají zbarvenou většinou černě (je však známa i hnědá fáze) a na hrudi mají světlou kresbou ve tvaru V nebo Y (NOWAK 2005; GALBREATH et al. 2001). Nápadný je límec, tvořený prodlouženou srstí v týlu a po stranách krku, a také velké uši.

#### **Sezonní dynamika – kontinuální záznam**

Potrava medvědů ušatých se skládá zejména z rostlinné složky. Podobně jako medvědi baribalové se na jaře stravují na zelené vegetaci, kořenech a výhoncích a na spadáných plodech z předešlého roku (NOZAKI et al 1983; HUYGENS et al. 2003). V létě tvoří podstatnou část mravenci a jiný hmyz, ale v menší míře i různé bobule (NOZAKI et al 1983). Na podzim jsou nejdůležitější složkou ořechy (NOZAKI et al 1983; HUYGENS et al. 2003).

Mizukami et al. (2005a,b) využili ASI pro odlišení synantropních medvědů ušatých na japonském ostrově Honšú. Použili nový postup pro získání kontinuálního ročního záznamu asimilované potravy ze segmentů jednotlivých pesíků. Změřením  $\delta^{13}\text{C}$  a  $\delta^{15}\text{N}$  hodnot 3 a 5 mm dlouhých úseků srsti a sestavením sekvence od vrcholu pesíku k jeho kořenu je možné pozorovat kvalitativní změny potravy v čase. Medvědi obývající příměstské prostředí měli průměrně vyšší  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{15}\text{N}$  (MIZUKAMI et al. 2005a,b). U medvědů v okolí Nagana měl vrchol pesíku, který reprezentuje jarní potravu, většinou výrazně nižší  $\delta$ -hodnoty než jeho kořen, reprezentující podzimní stravu. Jedinci obývající hory, bez přístupu k antropogenním zdrojům, měli  $\delta$ -hodnoty nízké a relativně málo sezónně variabilní (MIZUKAMI et al. 2005a,b). To značilo, že medvědi v okolí Nagana využívali v období podzimu antropogenní zdroje potravy. Snadné bylo odlišit jedince, který se stravoval na polích s kukuřicí (C4 rostlina). Srst měla velmi vysoké  $\delta^{13}\text{C}$  (-14,6 ‰) a vyšší  $\delta^{15}\text{N}$  (4,6 ‰) (MIZUKAMI et al. 2005b).

Tento přístup má veliký potenciál a může být účelně využíván pro studium kvalitativních i kvantitativních sezónních změn potravy u dalších populací a druhů medvědů. Dále by mohl nalézt uplatnění při zjišťování synantropie evropských medvědů hnědých.

### 3.6 Medvěd lední (*Ursus maritimus* PHIPPS, 1774)

Medvědi lední obývají především oblasti za severním polárním kruhem, ale vyskytují se i při východním pobřeží Kanady a na jihu Grónska (SCHLIEBE et al. 2008). Někteří medvědi tráví celý rok na zamrzlém oceáně, většina jich však obývá oblasti, kde led pravidelně taje a jsou tak nuceni k pobytu na souši (AMSTRUP 2003; SCHLIEBE et al. 2008). Medvědi lední spolu s medvědy hnědými žijícími na ostrově Kodiak jsou největší suchozemští predátoři, i když medvěd lední bývá někdy označován za marinního savce (AMSTRUP 2003). Běžně dosahují hmotnosti okolo 400 kg a délky těla 250 cm (AMSTRUP 2003). Jsou velmi dobře adaptováni k pobytu a lovu na arktickém ledu. Duté pesíky bez pigmentu a černá pokožka pomáhají využít sluneční paprsky k zahřátí těla (AMSTRUP 2003). Silná vrstva podkožního tuku slouží jako zásoba energie, termoizolant a navíc díky vztlakovým vlastnostem medvěda ve vodě nadnáší. Medvědi lední se často přemisťují mezi ledovci a pevninou nebo mezi ostrovy k čemuž jim pomáhají široké tlapy s plovacími blánami (AMSTRUP 2003). Tlapy jsou navíc osrstěné s kratčími zahnutými drápy, což usnadňuje pohyb na sněhu a ledu (AMSTRUP 2003). Hibernují pouze březí samice.

## Využívání terestrických zdrojů

Nejčastější potravou medvědů ledních jsou tuleni kroužkování (*Phoca hispida*) a vousatí (*Erignathus barbatus*), v menší míře mroži lední (*Odobenus rosmarus*), běluhy severní (*Delphinapterus leucas*) a uhynulé velryby grónské (*Balaena mysticetus*) (POLISCHUK et al. 2001; ROSING-ASVID 2006; BENTZEN et al. 2007). Tato pozorování podporuje i ASI (POLISCHUK et al. 2001; BENTZEN et al. 2007). Obohacení vůči potravě v marinním trofickém řetězci činí pro medvědy lední přibližně 4,5 ‰  $^{15}\text{N}$  a jejich tkáně, jakožto vrcholných predátorů, mají hodnoty okolo 20 ‰ (HOBSON & WELCH 1992; POLISCHUK et al. 2001; BENTZEN et al. 2007). Pro  $\delta^{13}\text{C}$  bylo nalezeno obohacení  $<1$  ‰ nebo žádné (RAMSAY & HOBSON 1991; HOBSON & WELCH 1992; BENTZEN et al. 2007). Lední medvědi dokonce mohou vykazovat nižší  $\delta^{13}\text{C}$  než jejich kořist, protože preferují konzumaci tukové tkáně, která je vůči ostatním tkáním ochuzena o izotop  $^{13}\text{C}$  (HOBSON & WELCH 1992; BENTZEN et al. 2007). Jedinci, kteří obývají pravidelně tající ledový povrch a tráví tak několik měsíců na souši, se mohou stravovat na terestrických zdrojích (např. *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Rangifer tarandus*, Poales, Bryophyta) (DEROCHER et al. 1993). Do jaké míry této možnosti využívají a jestli tyto zdroje mohou pokrýt nebo alespoň zmírnit energetické ztráty během doby strávené na souši, je v posledních letech předmětem diskuze. V souvislosti s oteplováním klimatu nastává tání mořského ledu dříve a zamrzání přichází později, což zkracuje dobu, po kterou si mohou medvědi lední vytvářet podkožní tukové zásoby a prodlužuje fázi jejich hypofagie mající za následek vyšší hmotnostní úbytek (PARKS et al. 2006; ROSING-ASVID 2006; HOBSON et al. 2009). Anatomicky a fyziologicky jsou medvědi lední s váhou  $<280$  kg schopni pokrýt energetické nároky z rostlinných terestrických zdrojů a těžší jedinci mohou alespoň zmírnit hmotnostní úbytek (DYCK & KEBREAB 2009). Ačkoliv RAMSAY & HOBSON (1991) došli na základě ASI k závěru, že využití terestrických zdrojů medvědy ledními je zanedbatelné, ve světle dalších studií je toto tvrzení nevěrohodné. Krevní plazma ani exhalovaný  $\text{CO}_2$  medvědů stravujících se na terestrických zdrojích a těch hladovějících se nelišily v  $\delta^{13}\text{C}$  (HOBSON & STIRLING 1997; HOBSON et al. 2009). Znalosti frakcionace  $^{13}\text{C}$  a  $^{15}\text{N}$  spojené s metabolismem tkání u medvědů jsou nedostatečné a pro možné použití ke zjištění zastoupení terestrické potravy u medvědů ledních je potřeba dalších experimentálních studií. Bilance přijaté terestrické složky během letních a podzimních měsíců a predikce adaptace medvědů ledních na další oteplování klimatu jsou nyní závislé na přímém pozorování a rozborech trusu. Prohloubení znalostí o potravní ekologii medvědů ledních mohou

napomoci také rozvíjející se metody využívající mastné kyseliny a koncentraci rtuti (CATTET et al. 2001; ROBBINS et al. 2004; THIEMANN 2008; CARDONA-MAREK et al. 2009).

## **4 ASI ve studiu potravy fosilních zástupců medvědovitých (Ursidae)**

V tomto oddíle jsou podrobněji diskutována specifika materiálů používaných k ASI u fosilních zástupců čeledi medvědovitých. Dále je pozornost věnována jednotlivým skupinám (pro které existují izotopová data) a interpretaci jejich  $\delta$ -hodnot se zvláštním zaměřením na medvěda jeskynního, na jehož trofickou úroveň, přes četné studie, dosud nepanuje jednotný názor.

### **4.1 Materiál vhodný pro ASI**

Pro určení trofické úrovně fosilních medvědů pomocí ASI je potřeba znát také izotopové hodnoty ze stejné tkáně u herbivorních a karnivorních savců, a to ze stejné lokality a přibližně stejného období, protože tyto hodnoty mohou být ovlivněny lokálními podmínkami a klimatem. Na základě porovnání  $\delta$ -hodnot medvědů a  $\delta$ -hodnot taxonů se známou potravní specializací můžeme určit jejich trofickou úroveň.

### **Kolagen**

Kostní kolagen poskytuje záznam o potravě, především její proteinové složce, asimilované v průběhu několika posledních let života jedince. Obohacení kolagenu oproti konzumované potravě je přibližně v rozsahu 0 až 2 ‰ pro  $\delta^{13}\text{C}$  a 3 až 5 ‰ pro  $\delta^{15}\text{N}$  (BOCHERENS & DRUCKER 2003). Na výsledné frakcionaci se může kromě izotopového složení potravy podílet také klima, lokální podmínky prostředí a fyziologie trávení. Protože  $\delta^{13}\text{C}$  v prostředí je málo variabilní a celkem dobře definované, lze u jednotlivých druhů odhadnout na základě asimilované potravy i životní podmínky. Izotopy dusíku vypovídají především o trofické úrovni, přičemž  $\delta^{15}\text{N}_{\Delta_{\text{potrava-kolagen}}}$  klesá s rostoucí kvalitou přijatých proteinů a tedy i trofickou úrovní (ROBBINS et al. 2005). Rozsah  $\delta^{15}\text{N}$  u rostlin v rámci daného prostředí může být značný a tato variabilita se promítá hlavně do  $\delta$ -hodnot herbivorů.

Mláďata jeskynních medvědů se rodí s poměrně vysokými hodnotami  $\delta^{15}\text{N}$  kostního kolagenu, které postupně klesají až do dospělosti (NELSON et al. 1998; TABOADA et al. 1999; KEELING & NELSON 2001). Ačkoliv medvíďata zaznamenaná v těchto pracích uhynula většinou



v důsledku vyhladovění, pomalý metabolický obrat kostí zřejmě nemůže výrazně pozitivně ovlivnit  $\delta^{15}\text{N}$  (KEELING & NELSON 2001). Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  mají opačný trend a s věkem rostou (NELSON et al. 1998; KEELING & NELSON 2001; BOCHERENS et al. 2004). U recentních druhů medvědů se izotopové hodnoty krevní plazmy mláďat liší od těch samičích méně a nelze je pokládat za obohacení připadající na další trofický krok, jak je to často činěno u medvědů jeskynních (BOCHERENS et al. 1994; JENKINS et al. 2001; POLISCHUK et al. 2001; BALTER et al. 2006).

Izotopové hodnoty kolagenu získaného ze zubů, ačkoliv často méně pozměněny diagenézí než v kostech, nejsou vhodné pro rekonstrukci potravy medvědů. Kolagen stálých zubů medvědů jeskynních je obohacen o  $^{15}\text{N}$  a ochuzen o  $^{13}\text{C}$  oproti kolagenu kostí daného jedince. To je způsobeno tím, že se začíná formovat ještě před odstavením od mateřské výživy (před druhým rokem), která je pokládána za další trofickou úroveň (BOCHERENS et al. 1994, BOCHERENS & MARIOTTI 1997; DEBELJAK 1996; LIDÉN & ANGERBJÖRN 1999). Kolagen zubů medvěda baribala však ukazuje obohacení i o izotop  $^{13}\text{C}$  (BOCHERENS et al. 1994). Velká variabilita v  $\delta$ -hodnotách kostí mláďat a kolagenu zubů nedovoluje spolehlivě odvodit izotopové hodnoty adultních jedinců.

## Apatit

Izotopové hodnoty apatitu kostí a zubů slouží v paleobiologii nejčastěji k rozpoznání  $\text{C}_3$  a  $\text{C}_4$  rostlin v potravě herbivorů, popřípadě směsi obojího. Nepřímo lze z potravy tedy určit i prostředí, ve kterém tito savci žili. To je samozřejmě možné určit i z  $\delta^{13}\text{C}$  kolagenu, ale sklovina zubů bývá méně pozměněna diagenézí a zachovává se déle (KOCH et al. 1997; KOCH 2007). Apatit kostí je využíván v ASI méně, protože jeho izotopové hodnoty bývají ovlivněny postdepozičními změnami (KOCH et al. 1997).

Obecně hodnotu  $\delta^{13}\text{C}$  apatitu udávají především složky energetického metabolismu (AMBROSE & NORR 1993; JIM et al. 2004). U herbivorních a omnivorních savců to jsou cukry, tuky i proteiny a u karnivorních tuky a proteiny (HEDGES 2003). Sklovina medvědů se formuje ještě během závislosti na mateřském mléce a je, stejně jako kolagen zubů, ochuzená o  $^{13}\text{C}$  (BOCHERENS et al. 1994). To je nejspíš způsobeno hibernací, ve které medvědi katabolizují především tuky, které jsou ochuzené přibližně o 6 ‰  $^{13}\text{C}$  oproti proteinům. Frakcionace izotopů mezi potravou a apatitem medvědů není známa. Tedy  $\delta^{13}\text{C}$  hodnota apatitu vypovídá o  $\text{C}_3/\text{C}_4$  potravě, ale jestli se v ní odráží příjem živočišné složky není známo. Apatit zubů je

u herbivorů obohacen o 14 ‰ vůči potravě a v C3-ekosystémech dosahuje hodnoty okolo -12 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  (CERLING & HARRIS 1999; PASSEY et al. 2005). Potravě tvořené pouze C4 rostlinami odpovídá hodnota okolo 0 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  (PASSEY et al. 2005). Tento efekt je dobře patrný i v apatitu karnivorů, kteří mají přibližně o 1,5 ‰ nižší hodnoty než herbivoři (CLEMENTZ et al. 2009).

K určení trofické úrovně se někdy používá diskriminační faktor  $\delta^{13}\text{C}\Delta_{\text{apatit} - \text{kolagen}}$ , který má hodnotu  $< 4$  ‰ pro karnivory a  $> 6$  ‰ pro herbivory (AMBROSE & NORR 1993; JIM et al. 2004; CLEMENTZ et al. 2009). Omnivoři by měli mít hodnotu  $\Delta_{\text{apatit-kolagen}}$  mezi 4 a 6 ‰.

## 4.2 Medvědi jeskynní (*Ursus gr. spelaeus*)

Skupina jeskynních medvědů (*Ursus gr. spelaeus*) zahrnuje nejvíce pokročilé představitele linie spelaeoidních medvědů. V dříve jediném druhu (*Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER, 1794) je dnes rozpoznáváno více druhů (RABEDER et al. 2004). Jeskynní medvědi se vyvinuli z druhu *Ursus deningeri*, který je v Evropě doložen od konce ranného pleistocénu (MADURELL-MALAPEIRA et al. 2009). Ve spelaeoidní linii docházelo k postupnému zvětšování tělesných rozměrů, vzrůstání komplexity okluzních ploch stoliček a k dalším změnám souvisejícím se specifickou životní strategií. Pozvolnost a mozaikovitost těchto změn ztěžuje určení období přechodu *U. deningeri* - *U. gr. spelaeus*. Nejčastěji je však první výskyt jeskynních medvědů kladen na konec předposledního glaciálu nebo na začátek posledního interglaciálu (RABEDER et al. 2000; ARGANT 2001). Medvědi jeskynní byli rozšíření ve většině Evropy, kde zřejmě před posledním glaciálním maximem vymřeli (PACHER & STUART 2009). Nálezy mladšího data vyžadují další potvrzení. Předpokládaná hmotnost je kolem 250 kg pro samice a 500 kg pro samce (CHRISTIANSEN et al. 1999). Jejich pozůstatky jsou nacházeny v hojném množství v jeskyních, které medvědi využívali pro hibernaci.

Většina izotopových hodnot kostního kolagenu medvědů jeskynních z různých nalezišť Evropy je v rozsahu -23 až -20 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  a 2 až 5 ‰  $\delta^{15}\text{N}$ . Pokud srovnáme tyto hodnoty s kostním kolagenem herbivorů a karnivorů, mají medvědi jeskynní nejnižší  $\delta^{15}\text{N}$ , ale často také  $\delta^{13}\text{C}$ , poukazující na herbivorní stravu medvědů jeskynních (viz Obr.3) (BOCHERENS et al. 1994, 1997, 2001; TABOADA et al. 1999). Pleistocénní herbivoři mají hodnoty přibližně v rozsahu -22 až -20 ‰ pro  $\delta^{13}\text{C}$  a 2 až 8 ‰ pro  $\delta^{15}\text{N}$ , vyjma mamutů (*Mammuthus* sp.) s velmi proměnlivými izotopovými hodnotami dusíku, často srovnatelnými s těmi u masožravců, což může být způsobeno mnoha faktory, jako např. specializací na méně výživné části rostlin a fyziologií trávení (BOCHERENS et al. 1996, BOCHERENS 2003). Nízké

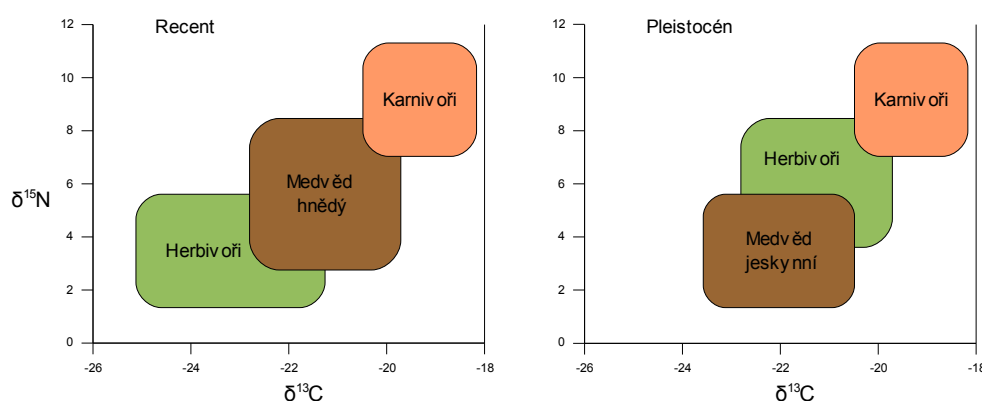
hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  u většiny medvědů jeskynních jsou vysvětlovány životem v uzavřenějším lesním prostředí, kde by se tito jedinci stravovali (BOCHERENS et al. 1994, 1997). To je ale těžko aplikovatelné pro řadu lokalit z posledního glaciálu. Dalším možným vysvětlením je, že zásoby podkožního tuku, které mají oproti ostatním makromolekulám výrazně nižší  $^{13}\text{C}$ , byly využívány i k syntéze proteinů (BOCHERENS et al. 1994; 1997). Tento efekt není u recentních medvědů znám a nelze jej tedy kvantifikovat. Pokud by oba faktory působily naráz, mohly by způsobit dosti výrazné ochuzení kolagenu. Izotopové hodnoty dusíku, které jsou nižší než u herbivorů, mohly být způsobeny potravou tvořenou z větší části rostlinami fixujícími vzdušný dusík, které jsou také nutričně bohaté (TABOADA et al. 1999, 2001). Vyšší  $\delta^{15}\text{N}$  (okolo 5 ‰) mají medvědi jeskynní z jeskyně Scladina-B (Belgie) (BOCHERENS et al. 2001) a Muierii (Rumunsko) (RICHARDS et al. 2008) a nezdají se odpovídat trendu zaznamenanému např. pro medvědy z Eirós (Španělsko) u kterých roste  $\delta^{15}\text{N}$  s chladnější klimatickou periodou (FERNÁNDEZ-MOSQUERA et al. 2001). Podle FERNÁNDEZ-MOSQUERA et al. (2001), jak medvědi s prodlužující se zimou hibernují déle, využívají více močoviny k syntéze aminokyselin, čímž dochází k obohacení. Neobvykle vysoké  $\delta^{15}\text{N}$  (8,4 ‰) zaznamenal HILDERBRAND et al. (1996) pro medvědy jeskynní pocházející z Francie, Bulharska, Itálie a Československa a také RICHARDS et al. (2008) u fosílií z jihozápadního Rumunska (jeskyně Pastera cu Oase). HILDERBRAND et al. (1996) připisuje vysoké hodnoty omnivorii s více jak polovinou potravy tvořenou živočišnými zdroji. Takto vysoké hodnoty izotopu  $^{15}\text{N}$  jsou možná způsobené výběrem vzorků, zahrnujícím hlavně velké samce, kteří se museli živit na dostatečně nutričně bohatých zdrojích (HILDERBRAND et al. 1998). Medvědi jeskynní v Pastera cu Oase mají  $\delta^{15}\text{N}$  (7,8 ‰) dosahující hodnot karnivorů ze stejné oblasti, ale hodnota  $\delta^{13}\text{C}$  (-21 ‰) je přibližně o 2 ‰ nižší než u karnivorů i herbivorů a tedy v souladu s ostatními místy v Evropě (RICHARDS et al. 2008). Takto výrazný posun  $\delta^{15}\text{N}$  ke karnivorním hodnotám nelze připsat environmentálním ani fyziologickým podmínkám a byl tedy zřejmě zapříčiněn omnivorní stravou (RICHARDS et al. 2008). Neobvyklý je inverzní vztah mezi  $\delta^{15}\text{N}$  a  $\delta^{13}\text{C}$ , neboli se vzrůstající hodnotou izotopu dusíku klesá hodnota izotopu uhlíku, který může být následkem dvou rozdílných zdrojů potravy (proteinů) (RICHARDS et al. 2008).

Dva z nově popsanych druhů medvěda jeskynního *Ursus ingressus* (Gamssulzen, Rakousko) a *Ursus eremus* (Ramesch, Rakousko), kteří v tomto případě obývali horské prostředí, měli velmi nízké  $\delta^{15}\text{N}$  hodnoty kolagenu (BOCHERENS et al. in press). Zatímco  $\delta^{13}\text{C}$  s nadmořskou výškou v rostlinách stoupá,  $\delta^{15}\text{N}$  klesá, což se následně projeví v  $\delta$ -hodnotách

trofického řetězce. Medvěd hnědý s omnivorní stravou měl, dle očekávání, nejvyšší  $\delta^{15}\text{N}$  (3 ‰). *Ursus ingressus* (1,2 ‰  $\delta^{15}\text{N}$ ) a *Ursus eremus* (0,6 ‰  $\delta^{15}\text{N}$ ) zde byli bezpochyby herbivorní (BOCHERENS et al. in press).

Medvědi jeskynní mívají nejnižší  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty apatitu zubů ze všech trofických úrovní v daném ekosystému (-13 až -16 ‰). Z velmi nízkých izotopových hodnot, které jsou nižší než u karnivorů i herbivorů, můžeme usoudit na hibernaci jeskynních medvědů (BOCHERENS et al. 1994). Pro medvědy jeskynní, kde bylo změřeno  $\delta^{13}\text{C}$  apatitu i kolagenu, dosahuje  $\Delta_{\text{apatit-kolagen}}$  hodnoty mezi 6 a 7 ‰, tedy typické pro herbivory (BOCHERENS et al. 1994, in press).

V jeskyních Loutra Arideas (Řecko) měli medvědi jeskynní (*Ursus ingressus*) výrazně pozitivně posunuty hodnoty apatitu kostí (-6,9 až -11,9 ‰  $\delta^{13}\text{C}$ ) i zubů (-9,2 až -11,9 ‰  $\delta^{13}\text{C}$ ) (DOTSIKA et al. in press). Mohli tedy mít zkrácenou fázi letargie oproti ostatním medvědům jeskynním, kteří mají  $\delta^{13}\text{C}$  okolo -15 ‰ (v apatitu kostí i zubů) nebo se v podstatné míře živili masem (FERANEC et al. 2010; DOTSIKA et al. in press). Podle DOTSIKA et al. (in press) by tento druh medvěda mohl být omnivorní.



**Obr.3** Specifické postavení medvěda hnědého v trofické síti v recentu a medvěda jeskynního v pleistocénu (podle BOCHERENS et al. 1994, 1997, 2001; upraveno)

#### 4.3 *Ursus deningeri* VON REICHENAU, 1904

Dalším představitelem spelaeoidní linie je *Ursus deningeri*, který je doložen od konce ranného pleistocénu až po konec pleistocénu středního (MADURELL-MALAPEIRA 2009; ARGANT 2001).

Analýza izotopu  $^{13}\text{C}$  byla provedena také na sklovině tohoto druhu. Hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  se v podstatě shodují s hodnotami u medvěda jeskynního a můžeme proto předpokládat, že taktéž hibernoval (BOCHERENS et al. 1994; STINER et al. 1998; GARCÍA et al. 2009).

#### 4.4 *Ursus etruscus* CUVIER, 1823

*Ursus etruscus*, který je možným společným předkem arktoidní a spelaeoidní linie, je doložen z ranného pleistocénu Evropy a Asie (BARYSHNIKOV 2007; ARGANT 2001). Na základě celkové morfologické podobnosti s medvědy hnědými je většinou pokládán za omnivorní druh (BARYSHNIKOV 2007). MAZZA & RUSTIONI (1992) ale došli na základě podrobné revize k závěru, že ve vývojové linii *U. etruscus* je patrná tendence ke karnivorii.

Izotopové hodnoty kolagenu byly získány z několika kostí tohoto druhu ze španělské lokality Venta Micena (1,5 Ma). Nejvyšší  $\delta^{15}\text{N}$  (6,7 ‰) mezi karnivory v dané oblasti a relativně nízké  $\delta^{13}\text{C}$  (-23 ‰) by mohlo poukazovat na karnivorii (PALMQVIST et al. 2008a,b). Autoři však zařadili *U. etruscus* na základě kraniodentální charakteristiky mezi omnivorní medvědy a jako možné příčiny vysoké  $\delta^{15}\text{N}$  navrhli prodlouženou hibernaci nebo zvýšenou konzumaci ryb (PALMQVIST et al. 2008a).

#### 4.5 Medvěd krátkočelý (*Arctodus simus* (COPE, 1879))

Dalším zkoumaným druhem byl medvěd krátkočelý (*Arctodus simus*; podčeleď Arctotheriinae), který v pleistocénu obýval Severní Ameriku (SCHUBERT et al. 2010). Otázky ohledně jeho trofické úrovně pomohla zodpovědět ASI. Hodnoty  $\delta^{15}\text{N}$  v kolagenu kostí medvěda krátkočelého dosahují 7,6 až 9,9 ‰ a  $\delta^{13}\text{C}$  (-18,6 až -18,9 ‰), stejně jako u dalšího karnivorního druhu (*Panthera leo*) (BOCHERENS et al. 1995). Není tedy pochyb o tom, že byl karnivorní. Zřejmě proto také dosahoval značné velikosti (samec 700 až 800 kg) (CHRISTIANSEN 1999). Dlouhé končetiny mu umožňovaly rychlý pohyb, který u recentních medvědů hnědých souvisí s vyšším poměrem živočišné složky v potravě. Koexistence s medvědem hnědým se na jeho vymření asi nepodílela (MATHEUS 1995). ASI ukazuje, že tyto druhy měly jen z malé části překrývající se potravní niky. Malá variabilita v  $\delta^{13}\text{C}$  a poměrně velká variabilita v  $\delta^{15}\text{N}$  medvědů krátkočelých značí potravu tvořenou terestrickou faunou (MATHEUS 1995). Izotopové hodnoty medvědů hnědých naopak poukazují na rostlinné a marinní zdroje potravy a pouze malé množství živočišných zdrojů terestrického původu (MATHEUS 1995).

#### 4.6 *Agriotherium* sp.

Rod *Agriotherium* je (spolu s rodem *Indarctos* PILGRIM, 1913) představitelem samostatné podčeledi Agriotheriinae. Je znám ze svrchního miocénu a pliocénu Evropy, Asie, Afriky i Severní Ameriky (BARYSHNIKOV 2007). Představitelé tohoto rodu jsou považováni za převážně karnivorní (SORKIN 2006). Pro *Agriotherium* (pozdní neogén, Myanmar) je hodnota apatitu  $-3,6\text{‰}$  interpretována tak, že mělo potravu složenou z živočichů, kteří se živili C3 i C4 rostlinami (ZIN-MAUNG-MAUNG-THEIN et al. 2011).

### 5 Diskuze

Interpretace izotopových dat není jednoduchá. Pro dosažení co možná nejlepšího odhadu složení potravy je nutný multidisciplinární přístup. Tato část se věnuje medvědům jeskynním a interpretaci jejich izotopových hodnot v kontextu dalších studií. Pozornost je postupně věnována *i*) alternativním metodám studia složení stravy, *ii*) interpretaci jejich izotopových hodnot a *iii*) možnému energetickému příjmu z potravy s následným celkovým vyhodnocením pravděpodobné trofické úrovně.

#### *Ad i) Alternativní metody studia složení stravy*

Kraniodontální znaky medvědů jeskynních jako např. molarizované čtvrté premoláry, komplikovaná okluzní plocha stoliček a pozice mandibulárního kloubu byly tradičně interpretovány jako doklady pro významný až dominantní podíl rostlinné složky v jejich stravě (viz např. KURTÉN 1976). Předpoklad herbivorní stravy byl podpořen i studiemi funkční morfologie, tloušťky sklovinové stěny či sklovinové mikrostruktury (MATTSON 1998; VAN HETEREN et al. 2009; GRANDAL D'ANGLE 2010; MACKIEWITZ et al. 2010; WISZNIOWSKA et al. 2010). Naproti tomu funkčně morfologická práce FIGUIERIDA et al. (2009) svědčí pro omnivorní složení potravy. Tento rozpor však může být způsoben problémy s odlišením složky funkčně a fylogeneticky závislé. Další metodou, která na rozdíl od předešlých a obdobně jako ASI, zaměřuje na zjišťování potravní specializace jedinců či populací, spíše než druhu jako celku, je studium mikroobrusu (PINTO LLONA 2006; PEIGNÉ et al. 2009). Výsledky těchto studií hovoří spíše pro omnivorii.

### ***Ad ii) Interpretace izotopových hodnot***

Pro odvození trofické úrovně pleistocénních medvědů nelze jednoduše porovnat jejich izotopové hodnoty s těmi u recentních medvědů. U recentních druhů medvědů je ASI prováděna především na keratinózních tkáních a tělních tekutinách s brzkou metabolickou odpovědí. Frakcionace izotopu  $^{13}\text{C}$  byla podle výzkumu provedeného HILDERBRANDEM et al. (1996) stejná pro srst i kostní kolagen, ale zatímco kost je metabolicky aktivní tkáň, a to i v průběhu zimní letargie, kdy se metabolismus kosti pouze zpomaluje (McGEE et al. 2008), srst roste progresivně a pouze mimo fázi zimní letargie medvěda (JACOBY et al. 1999; HOBSON et al. 2000). Výzkum byl prováděn na nehibernujících medvědech, a tudíž není zřejmý vliv hibernace na  $\delta^{13}\text{C}$  hodnoty kolagenu. Hodnoty izotopu  $^{15}\text{N}$  se během hibernace příliš nemění (LOHUIS et al. 2007). U lidí se mohou  $\delta$ -hodnoty keratinu vlasů a kostního kolagenu lišit o 1 ‰ u  $\delta^{13}\text{C}$  a o 2 ‰ u  $\delta^{15}\text{N}$  (O'CONNELL & HEDGES 1999).

Izotopové hodnoty kostního kolagenu medvědů jeskynních v rámci celé Evropy dosahují hodnot od velmi nízkých, svědčících pro herbivorní stravu, po vysoké, zapříčiněné pravděpodobně omnivorní stravou. Po odečtení hodnoty diskriminačního faktoru od  $\delta$ -hodnot kostního kolagenu dostaneme přibližné izotopové hodnoty potravy medvědů (viz Tab.2). Nízké  $\delta^{15}\text{N}$  potravy odpovídá rostlinám fixujícím vzdušný dusík, jejichž hodnoty se pohybují v rozmezí -2 až 0 ‰ (TABOADA et al. 1999, 2001). Hodnoty  $> 4$  ‰, které by u recentních medvědů vypovídaly o omnivorní stravě, se však u medvědů jeskynních, v kontextu tehdejší fauny, zdají být většinou herbivorní. Potrava medvědů v Pastera cu Oase (Rumunsko) ale pravděpodobně zahrnovala v podstatné míře i živočišné zdroje (RICHARDS et al. 2008). Již popsáný inverzní vztah  $\delta$ -hodnot mohl být zapříčiněn mnoha faktory, mimo jiné také potravou obsahující sladkovodní ryby, které mají obecně velmi nízké  $\delta^{13}\text{C}$  a středně vysoké  $\delta^{15}\text{N}$ . Středně vysoké izotopové hodnoty dusíku v kostním kolagenu z dalších míst v Evropě nemůžeme s jistotou interpretovat. Pleistocénní herbivoři mají velký rozsah  $\delta^{15}\text{N}$  hodnot a je tedy možné, že ve studiích zaznamenávajících hodnoty všech trofických úrovní, nemusely být podchyceny taxony s odpovídajícími (nižšími) hodnotami  $\delta^{15}\text{N}$ , které mohly tvořit byt' menší část potravy medvědů jeskynních.

Spolehlivě dosud nejsou vysvětleny velmi nízké hodnoty  $\delta^{13}\text{C}$  (nižší než u herbivorů), a to jak v kostním kolagenu, tak i v apatitu. Vyšší izotopové hodnoty apatitu (okolo -11 ‰) se nezdají být důsledkem obsahu živočišné složky v potravě medvědů jeskynních. BOCHERENS et al. (in press) zaznamenal  $\delta^{13}\text{C}$  v apatitu medvědů hnědých z volné kanadské přírody okolo

-16 ‰ (po přičtení 1,5 ‰ jako důsledek ochuzení atmosférického CO<sub>2</sub>). Jelikož potrava těchto medvědů obsahovala jistě i terestrické živočichy, je opodstatněný předpoklad, že hodnota  $\delta^{13}\text{C}$  apatitu nemůže být jednoduše korelována s herbivorií či karnivorií medvědů a že se ustanovuje na základě složitějších vztahů.

### ***Ad iii) Energetický příjem z potravy***

Někteří autoři poukazují na nesoulad mezi velikostí medvědů jeskynních a jejich možným energetickým příjmem z potravy tvořené pouze rostlinami (HILDERBRAND et al. 1998; PEIGNÉ et al. 2009). Předpokládá se, že jeskynní medvědi měli fyziologii trávicí soustavy a metabolismus stejné, jako mají dnešní medvědi hnědí a baribalové. Nemohli tedy trávit celulózu a museli si vytvořit dostatečné zásoby tuku pro hibernaci. Menší medvědi hnědí jsou schopni si vytvořit tukové zásoby pouze z rostlinných zdrojů (WELCH et al. 1997; RODE et al. 2001). Velcí medvědi, dosahující hmotnosti samců medvědů jeskynních, jsou na podzim závislí na terestrických živočišných a často také marinních zdrojích. Směs rostlinné a živočišné složky v potravě navíc zvyšuje hmotnostní příjem medvědů více, než když je konzumována pouze jedna ze složek (RODE & ROBBINS 2000; ROBBINS et al. 2007). Omnivorní stravu předpokládá na základě mikroobrusu zubů také PEIGNÉ et al. (2009) u medvědů jeskynních z jeskyně Goyet (Belgie). Podzimní potrava těchto medvědů zřejmě v podstatné míře zahrnovala živočišné zdroje, ale také plody.

Medvědi jeskynní byli pravděpodobně omnivorní, i když ne v takové míře jako recentní medvědi hnědí a baribalové. Vykazovali určitou nižší míru plasticity, která jim umožňovala využít i jiné zdroje než pouze rostlinné. Některé populace byli patrně herbivorní a jiné využívali jako potravu i živočišné zdroje. Jejich potravní chování se muselo přizpůsobovat klimatickým podmínkám a jistě se sezonně měnilo podle nabídky obývaného prostředí. Soudě podle pohlavního dimorfizmu, samci živočišných zdrojů zřejmě využívali více nežli samice, jak to ostatně bývá i u recentních omnivorních medvědů.



**Tab.2** Izotopové hodnoty kolagenu medvědů jeskynních z různých jeskyň Evropy a odhad průměrných izotopových hodnot jejich potravy odečtením frakcionace 1 ‰ u  $\delta^{13}\text{C}$  a 4 ‰ u  $\delta^{15}\text{N}$  (BOCHERENS & DRUCKER 2003). Pro medvědy s  $\delta^{15}\text{N}$  hodnotami kolagenu > 4 ‰ byly použity ještě vzorce (5) a (6) (HILDERBRAND et al. 1996).

Lokalita	Kolagen		Potrava		Věk BP	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$		
Scladina A (BE)	-22,1	4,9	-23,1	0,9	>40 000	Bocherens et al. 1997
Divje Babe (SI)	-20,5	1,9	-21,5	-2,1	52000	Nelson et al 1998
Muierii (RO)	-20,4	5,1	-21,4	1,1	44-53 000	Richards et al. 2008
Pastera cu Oase (RO)	-21,5	7,8	-22,5	3,8	42-52 000	Richards et al. 2008
Scladina B (BE)	-22,2	5,4	-23,2	1,4	>45 000	Bocherens et al. 2001
Linares (ES)	-21,1	3,0	-22,1	-1,0	40000	Taboada et al. 1999
Cioclovina (RO)	-20,3	3,1	-21,3	-0,9	36-45 000	Richards et al. 2008
Aldéne (FR)	-20,8	3,1	-21,8	-0,9	<30 000	Bocherens et al. 1994
Chauvet (FR)	-20,5	3,8	-21,5	-0,2	27-42 000	Bocherens et al. 2006
Eirós (ES)	-21,1	5,1	-22,1	1,1	29000	Taboada et al. 1999
▼ Spočteno podle: Hilderbrand et al. (1996)						
Scladina A (BE)	-22,1	4,9	-28,0	0,2	>40 000	Bocherens et al. 1997
Muierii (RO)	-20,4	5,1	-24,0	0,4	44-53 000	Richards et al. 2008
Pastera cu Oase (RO)	-21,5	7,8	-26,6	3,3	42-52 000	Richards et al. 2008
Scladina B (BE)	-22,2	5,4	-28,2	0,7	>45 000	Bocherens et al. 2001
Eirós (ES)	-21,1	5,1	-25,6	0,4	29000	Taboada et al. 1999

## 6 Závěr

Analýza stabilních izotopů je dnes již nepostradatelnou metodou využívanou v potravní ekologii recentních i fosilních zástupců čeledi medvědovitých. U recentních druhů medvědů je používána nejčastěji k odhadu relativního zastoupení rostlinné a živočišné (případně i marinní) složky a jejich sezonních změn. Tyto informace jsou dále využitelné pro zjištění vztahu např. s velikostí medvědů nebo velikostí a četností vrhů mláďat. I přesto, že je dnes možné pomocí ASI odhadnout i více složek potravy, rozbor trusu je stále nenahraditelnou součástí potravní ekologie medvědů. V případě fosilních druhů slouží ASI především k určení trofické úrovně a následně také prostředí. Nevýhodou ASI je, že za pomoci stabilních izotopů nemůžeme z tkání fosilních medvědů zjistit, jestli se složení jejich potravy sezonně měnilo. K tomuto účelu lze však použít analýzu mikroobrusu zubů. ASI umožňuje zjistit i případnou potravní kompetici, a to jak mezi recentními tak mezi fosilními druhy. Stabilní izotopy nám za použitím dalších metod mohou poskytnout komplexní pohled na ekologii medvědů. Je ale potřeba dalších výzkumů, zaměřených zejména na izotopy uhlíku a jejich frakcionaci v apatitu a kolagenu medvědů.

## 7 Seznam použité literatury

- AMBROSE, S.H. & NORR, L. (1993): Experimental evidence for relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those bone collagen and carbonate.- in: LAMBERT, J. & GRUPE, G. (eds.): Prehistoric Human Bone, Archeology at the Molecular Level, 1-37. Springer, Berlin
- AMSTRUP, S.C. (2003): Polar bear.- in: FELDHAMER, G.A., THOMPSON, B.C. & CHAPMAN, J.A. (eds.): Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation, 587-610. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- AMUNDSON, R., AUSTIN, A.T., SCHUUR, E.A.G., YOO, K., MATZEK, V., KENDALL, C., UEBERSAX, A., BRENNER, D. & BAISDEN, W.T. (2003): Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen.- Global Biogeochemical Cycles 17(1): 1031, 10 pp.
- ARENS, C.N., JAHREN, A.H. & AMUNDSON, R. (2000): Can C3 plants faithfully record the carbon isotopic composition of atmospheric carbon dioxide?.- Paleobiology 26(1): 137-164.
- ARGANT, A. (2001): Cave Bear ancestors.- Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe 26: 341-348.
- AUGER, J., OGBORN, G.L., PRITCHETT, C.L. & BLACK, H.L. (2004): Selection of ants by the american black bear (*Ursus americanus*).- Western North American Naturalist 64(2): 166-174.
- BALASDENT, J., GIRARDIN, C. & MARIOTTI, A. (1993): Site-related  $^{13}\text{C}$  of tree leaves and soil organic matter in a temperate forest.- Ecology 74 (6): 1713-1721.
- BALDWIN, R.A. & BENDER, L.C. (2009): Foods and nutritional components of diet of black bear in Rocky Mountain National Park, Colorado.- Canadian Journal of Zoology 87: 1000-1008.
- BALTER, V., SIMON, L., FOUILLET, H. & LÉCUYER, C. (2006): Box-modeling of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in mammals.- Oecologia 147: 212-22.
- BARYSHNIKOV, G. F. (2007): Family Ursidae (Carnivora, Ursidae).- 541 pp. Nauka, Sankt-Peterburg
- BECKMANN, J.P. & BERGER, J. (2003): Rapid ecological and behavioural changes in carnivores: the response of black bears (*Ursus americanus*) to altered food.- The Zoological Society of London 261: 207-21.
- BEEHAN, L.E. & PELTON, M.R. (1980): Seasonal foods and feeding ecology of black bears in the smoky mountains. Bears – Their Biology and management.- International Conference on Bear Research and Management 4: 141-147.
- BELANT, J.L., KIELLAND, K., FOLLMANN, E.H. & ADAMS, L.G. (2006): Interspecific resource partitioning in sympatric ursids.- Ecological Society of America 16(6): 2333-2343.
- BEN-DAVID, M. & SCHELL, D.M. (2001): Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a response.- Oecologia 127: 180-184.
- BEN-DAVID, M., TITUS, K. & BEIER, L.R. (2004): Consumption of salmon by Alaskan brown bears: a trade-off between nutritional requirements and the risk of infanticide?.- Oecologia 138: 465-474.
- BENTZEN, T.W., FOLLMANN, E.H., AMSTRUP, S.C., YORK, G.S., WOOLLER, M.J. & O'HARA, T.M. (2007): Variation in winter diet of southern Beaufort Sea polar bears inferred from stable isotope analysis.- Canadian Journal of Zoology 85: 596-608.
- BOCHERENS, H. (2003): Isotopic biogeochemistry and the paleoecology of the mammoth steppe fauna. Deinsea 9: 57-76.
- BOCHERENS, H. & DRUCKER, D. (2003): Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems.- International Journal of Osteoarchaeology 13: 46-53.
- BOCHERENS, H. & MARIOTTI, A. (1997): Comments on: Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: Implications for Pleistocene bears by Bocherens et al. Reply.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 128: 362-364.
- BOCHERENS, H., ARGANT, A., ARGANT, J., BILLIOU, D., CRÉGUT-BONNOURE, E., CRÉGUT-BONNOURE, B., PHILIPPE, M. & THINON, M. (2004): Diet reconstruction of ancient brown bears (*Ursus arctos*) from Mont Ventoux (France) using bone collagen stable isotope biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ).- Canadian Journal of Zoology 82: 576-58.
- BOCHERENS, H., BILLIOU, D., MARIOTTI, A., TOUSSAINT, M., PATOU-MATHIS, M., BONJEAN, D. & OTTE, M. (2001): New isotopic evidence for dietary habits of Neandertals from Belgium.- Journal of Human Evolution 40: 497-505.
- BOCHERENS, H., BILLIOU, D., PATHOU-MATHIS, M., BONJEAN, D., OTTE, M. & MARIOTTI, A. (1997): Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium).- Quaternary Research 48: 370-380.

- BOCHERENS, H., EMSLIE, S.D., BILLIOU, D. & MARIOTTI, A. (1995): Stable isotopes ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) and paleodiet of the giant short-faced bear (*Arctodus simus*).- *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 320: 779-784.
- BOCHERENS, H., FIZET, M. & MARIOTTI, A. (1994): Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107: 213-225.
- BOCHERENS, H., PACAUD, G., LAZAREV, P.A. & MARIOTTI, A. (1996): Stable isotope abundances ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia: Implications for the palaeobiology of the Mammoth Steppe.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 126: 31-44.
- BOCHERENS, H., STILLER, M., HOBSON, K.A., PACHER, M., RABEDER, G., BURNS, J.A., TÜTKEN, T. & HOFREITER, M. (in press): Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones.- *Quaternary International*, doi:10.1016/j.quaint.2010.12.020
- BROOKS, J.R., FLANAGAN, L.B., BUCHMANN, N. & EHRLINGER, R.J. (1997): Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms.- *Oecologia* 110: 301-311.
- CARDONA-MAREK, T., KNOTT, K.K., MEYER, B.E. & O'HARA, T.M. (2009): Mercury concentrations in southern Beaufort Sea polar bears: variation based on stable isotopes of carbon and nitrogen.- *Environmental Toxicology and Chemistry* 28(7): 1416-1424.
- CATTET, M.R.L., WATTS, P.D. & SIM, J.S. (2001): Variation in the chemical composition of adipose tissue of three species of ursids.- *Canadian Journal of Zoology* 79: 1512-1517.
- CAUT, S., ANGULO, E. & COURCHAMP, F. (2008): Discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ) in an omnivorous consumer: effect of diet isotopic ratio.- *Functional Ecology* 22: 255-263.
- CAUT, S., ANGULO, E. & COURCHAMP, F. (2009): Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction.- *Journal of Applied Ecology* 46: 443-453.
- CERLING, T.E. & HARRIS, J.M. (1999): Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and palaeoecological studies.- *Oecologia* 120: 347-363.
- CLAUSS, M., KLEFFNER, H. & KIENZLE, E. (2010): Carnivorous Mammals: Nutrient Digestibility and Energy Evaluation.- *Zoo Biology* 29: 687-704.
- CLEMENTZ, M.T., FOX-DOBBS, K., WHEATLEY, P.V., KOCH, P.L. & DOAK, D.F. (2009): Revisiting old bones: coupled carbon isotope analysis of bioapatite and collagen as an ecological and palaeoecological tool.- *Geological Journal* 44: 605-620.
- COLPEN, T.B. (1994): Reporting of stable hydrogen, carbon, and oxygen isotopic abundances.- *Pure and Applied Chemistry* 66: 273-276.
- CRABINE, J.M., ELMORE, A.J., AIDAR, M.P.M., BUSTAMANTE, M., DAWSON, T.E., HOBBS, E.A., KAHMEN, A., MACK, M.C., MCLAUCHLAN, E.A., MICHELSEN, A., NARDOTO, G.B., PARDO, L.H., PENUELA, J., REICH, P.B., SCHUUR, A.G., STOCK, W.D., TEMLER, P.H., VIRGINIA, R.A., WELKER, J.M. & WRIGHT, I.J. (2009): Global patterns of foliar nitrogen isotopes and their relationships with climate, mycorrhizal fungi, foliar nutrient concentrations, and nitrogen availability.- *New Phytologist* 183: 980-992.
- DAVIS, D.D. (1964): The giant panda. A morphological Study of Evolutionary Mechanisms.- *Fieldiana Zoology Memoirs* 3: 1-339
- DAWSON, T.E., MAMBELLI, S., PLAMBOECK, A.H., TEMLER, P.H. & TU, K.P. (2002): Stable Isotopes in Plant Ecology.- *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 507-559.
- DEBELJAK, I. (1996): Ontogenetic development of dentition in the cave bear.- *Geologija* 39: 13-77.
- DEBIEVRE, P., VALKERS, S., PEISER, H.S., TAYLOR, P.D.P. & HANSEN, P. (1996): Mass-spectrometric methods for determining isotopic composition and molar mass traceable to the SI, exemplified by improved values for nitrogen.- *Metrologia* 33: 447-455. (ex WERNER & BRAND, 2001)
- DENIRO, M.J. (1985): Post-mortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to paleodietary reconstruction.- *Nature* 317: 806-809. (ex BOCHERENS et al. 1994)
- DENIRO, M.J. & EPSTEIN, S. (1978): Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals.- *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- DEROCHER, A.E., ANDRIASHEK, D. & STIRLING, I. (1993): Terrestrial foraging by polar bears during the ice-free period in western Hudson Bay.- *Arctic* 46(3): 251-254.
- DOTSICA, E., ZISI, N., TSOUKALA, E., LYKODIS, S. & GIANNAKOPOULOS, A. (in press): Palaeoclimatic information from isotopic of Late Pleistocene *Ursus ingressus* and teeth apatite (Loutra Arideas Cave, Macedonia, Greece).- *Quaternary International* doi:10.1016/j.quaint.2001.01.027
- DYCK, M.G. & KEBREAB, E. (2009): Estimating the energetic contribution of polar bear (*Ursus maritimus*) summer diets to the total energy budget.- *Journal of Mammalogy* 90: 585-593.

- EDWARDS, M.A., DEROCHE, A.E., HOBSON, K.A., BRANIGAN, M. & NAGY, J.A. (in press): Fast carnivores and slow herbivores: differential foraging strategies among grizzly bears in the Canadian Arctic.- *Oecologia* 165: 877-889. DOI 10.1007/s00442-010-1869-9
- EHLERINGER, J.R., BUCHMANN, N. & FLANAGAN, L.B. (2000): Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes.- *Ecological Applications* 10(2): 412-422.
- EHLERINGER, J.R., FIELD, C.B., LIN, Z.F. & KUO, C.Y. (1986): Leaf carbon isotope ratio and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline.- *Oecologia* 70: 520-526.
- FELICETTI, L.A., SCHWARTZ, C.C., RYE, R.O., HAROLDSON, M.A., GUNTHER, K.A., PHILLIPS, D.L. & ROBBINS, C.T. (2003): Use of sulfur and nitrogen stable isotopes to determine the importance of whitebark pine nuts to Yellowstone grizzly bears.- *Canadian Journal of Zoology* 81: 763-770.
- FENG, X. (1998): Long-term  $c_i/c_a$  response of trees in western North America to atmospheric  $CO_2$  concentration derived from carbon isotope chronologies.- *Oecologia* 117: 19-25.
- FERANEC, R., GARCÍA, N., DÍEZ, J.C. & ARSUAGA, J.L. (2010): Understanding the ecology of mammalian carnivores and herbivores from Valdegoba cave (Burgos, northern Spain) through stable isotope analysis.- *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 209: 263-272.
- FERNÁNDEZ-MOSQUERA, D., VILA-TABOADA, M. & GRANDAL-D'ANGLADE, A. (2001): Stable isotopes data ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ) from the cave bear (*Ursus spelaeus*): a new approach to its palaeoenvironment and dormancy.- *The Royal Society* 268: 1159-1164.
- FIGUEIRIDO, B., PALMQVIST, P. & PERÉZ-CARLOS, J.A. (2009): Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics.- *Journal of Zoology* 277: 70-8.
- FORTIN, J.K., FARLEY, S.D., RODE, K.D. & ROBBINS, C.T. (2007): Dietary and spatial overlap between sympatric ursids relative to salmon use.- *Ursus* 18: 19-29.
- FOX-DOBBS, K., BUMP, J.K., PETERSON, R.O., FOX, D.L. & KOCH, P.L. (2007): Carnivore-specific stable isotope variables and variation in the foraging ecology of modern and ancient wolf populations: case studies from Isle Royale, Minnesota, and La Brea. - *Canadian Journal of Zoology* 85: 458-471.
- GALBREATH, G. J., SUN, H. & MONTGOMERY, S. M. (2001): A New Color Phase of *Ursus thibetanus* (Mammalia: Ursidae) from Southeast Asia.- *Natural History Bulletin, the Siam Society* 49: 107-111.
- GANNES, L.Z., O'BRIEN, D.M. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (1997): Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments.- *Ecology* 78: 1271-1276.
- GARCÍA, N.G., FERANEC, R.S., ARSUAGA, J.L., BERMÚDEZ DE CASTRO, J.M. & CARBONELL, E. (2009): Isotopic analysis of the ecology of herbivores and carnivores from the Middle Pleistocene deposit of the Sierra De Atapuerca, northern Spain.- *Journal of Archaeological Science* 36: 1142-1151.
- GARSHELIS, D.L. (2009): Family Ursidae (Bears).- in: WILSON, D. E. & MITTERMEIER, R. A. (eds.): *Handbook of the mammals of the world. Vol. 1 Carnivora*, p. 448-497. Lynx Edicions, Barcelona.
- GARSHELIS, D.L. & STEINMETZ, R. (2008) *Ursus thibetanus*.- in: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>
- GARSHELIS, D.L., CRIDER, D. & VAN MANEN, F. (2008): *Ursus americanus*.- in: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>
- GRANDAL-D'ANGLADE (2010): Bite force of extinct Pleistocene Cave bear *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER from Europe.- *Comptes Rendus Palevol*. 9: 31-37.
- HEDGES, R.E.M. (2003): On bone collagen – apatite-carbonate isotopic relationships.- *International Journal of Osteoarchaeology* 13: 66-79.
- HEDGES, R.E.M., STEVENS, R.E. & KOCH, P.L. (2006): Isotopes in bones and teeth.- *Developments in Paleoenviromental Research* 10: 117-145.
- VAN HETEREN, A.H., MACLARNON, A. RAE, T.C. & SOLIGO, C. (2009): Cave bears their closest living Relatives: A 3D geometric morphometrical approach to the functional morphology of the cave bear *Ursus spelaeus*.- *Acta Carsologica Slovaca* 47: 33-36.
- HEWIT, D. G. & ROBBINS, C.T. (1996): Estimating grizzly bear food habits from fecal analysis.- *Wildlife Society Bulletin* 24(3): 547-550.
- HILDERBRAND, G.V., FARLEY, S.D., ROBBINS, C.T., HANLEY, T.A., TITUS, K. & SERVHEEN, C. (1996): Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears.- *Canadian Journal of Zoology* 74: 2080-2088.
- HILDERBRAND, G.V., JENKINS, S.G., SCHWARTZ, C.C., HANLEY, T.A. & ROBBINS, C.T. (1999a): Effect of seasonal differences in dietary meat intake on changes in body mass and composition in wild and captive brown bears.- *Canadian Journal of Zoology* 77: 1623-1630.
- HILDERBRAND, G.V., ROBBINS, C.T. & FARLEY, S.D. (1998): Response: Use of stable isotope to determine diets of living and extinct bears.- *Canadian Journal of Zoology* 76: 2301-2303.

- HILDEBRAND, G.V., SCHWARTZ, C.C., ROBBINS, C.T. & HANLEY, T.A. (2000): Effect of hibernation and reproductive status on body mass and condition of coastal brown bears.- *Journal of Wildlife Management* 64: 178-183.
- HILDEBRAND, G.V., SCHWARTZ, C.C., ROBBINS, C.T., JACOBY, M.E., HANLEY, T.A., ARTHUR, S.M. & SERVHEEN, C. (1999b): The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears.- *Canadian Journal of Zoology* 77: 132-138.
- HISSA, R. (1997): Physiology of the European brown bear (*Urtus arctos arctos*).- *Annales Zoologici Fennici* 34: 267-287.
- HOBBIE, E.A., MACKO, S.A. & WILLIAMS, M. (2000): Correlations between foliar  $\delta^{15}\text{N}$  and nitrogen concentrations may indicate plant-mycorrhizal interactions.- *Oecologia* 122: 273-283.
- HOBBIE, E.A. & COLPAERT, J.V. (2003): Nitrogen availability and colonization by mycorrhizal fungi correlate with nitrogen isotope patterns in plants.- *New Phytologist* 157: 115-126.
- HOBSON, K.A. & STIRLING, I. (1997): Low variation in blood  $\delta^{13}\text{C}$  among Hodson Bay polar bears: implications for metabolism and tracing terrestrial foraging.- *Marine Mammal Science* 13(3): 359-367.
- HOBSON, K.A. & WELCH, H.E. (1992): Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis.- *Marine Ecology Progress series* 84: 9-18.
- HOBSON, K.A., ALISAUSKAS, R.T. & CLARK, R.G. (1993): Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet.- *The Condor* 95: 388-394.
- HOBSON, K.A., McLELLAN, B.N. & WOODS, J.G. (2000): Using stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotopes to infer trophic relationships among black and grizzly bears in upper Columbia River basin, British Columbia.- *Canadian Journal of Zoology* 78: 1332-1339.
- HOBSON, K.A., STIRLING, I. & ANDRIASHEK, D.S. (2009): Isotopic homogeneity of breath  $\text{CO}_2$  from fasting and berry-eating polar bears: implications for tracing reliance on terrestrial foods in a changing Arctic.- *Canadian Journal of Zoology* 87: 50-55.
- HUBER, E., WANEK, W., GOTTFRIED, M., PAULI, H., SCHWEIGER, P., ARNDT, S.K., REITER, K. & RICHTER, A. (2007): Shift in soil-plant nitrogen dynamics of an alpine-nival ecotone. *Plant Soil* 301: 65-76
- HUYGENS, O.C., MIYASHITA, T., DAHLE, B., CARR, M., IZUMIYAMA, S., SUGAVARA, T. & HAYASHI, H. (2003): Diet and feeding habits of Asiatic black bears in the Northern Alps.- *Ursus* 14(2): 236-245.
- CHANG, T.L. & LI, W.J. (1990): A Calibrated Measurement of the Atomic Weight of Carbon.- *Chinese Scientific Bulletin*, 35: 290-296. (ex WERNER & BRAND, 2001)
- CHRISTIANSEN, P. (1999): What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)?.- *Annales Zoologici Fennici* 36: 93-102.
- IACUMIN, P., DAVANZO, S. & NIKOLAEV, V. (2005): Short-term climatic changes recorded by mammoth hair in the Arctic environment.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 218: 317-324.
- JACOBY, M.E., HILDEBRAND, G.V., SERVHEEN, C., SCHWARTZ, C.C., ARTHUR, S.M., HANLEY, T.A., ROBBINS, C.T. & MICHENER, R. (1999): Trophic relations of brown and black bears in several western North American ecosystems.- *Journal of Wildlife Management* 63: 921-929.
- JENKINS, S.G., PARTRIDGE, S.T., STEPHENSON, T.R., FARLEY, S.D. & ROBBINS, C.T. (2001): Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring.- *Oecologia* 129: 336-341.
- JIM, S., AMBROSE, S.H. & EVERSLED, R.P. (2004): Stable carbon isotopic evidence for differences in the dietary origin of bone cholesterol, collagen and apatite: Implications for their use in paleodietary reconstruction.- *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68 (1): 61-72.
- JONES, E.S., HEARD, D.C. & GILLINGHAM, M.P. (2006): Temporal Variation in Stable Carbon and Nitrogen Isotopes of Grizzly Bear Guardhair and Underfur.- *Wildlife Society Bulletin* 34:1320-1325.
- KEELING, C.I. & NELSON, D.E., (2001): Changes in the intramolecular stable carbon isotope ratios with age of the European cave bear (*Ursus spelaeus*).- *Oecologia* 127: 495-500.
- KIMBALL, B.A., NOLTE, D.L., ENGEMAN, R.M., JOHNSTON, J.J. & STERMITZ, F.R. (1998): Chemically mediated foraging preference of black bears (*Ursus americanus*).- *Journal of Mammalogy* 79(2): 448-456.
- KOCH, P.L. (2007): Isotopic study of the biology of modern and fossil vertebrates.- in: MICHENER, R. & LAJTHA, K. (eds.): *Stable isotopes in ecology and environmental science*, sec. ed., 99-154. Blackwell Publishing, Boston.
- KOCH, P.L., TUROSS, N. & FOGEL, M.L. (1997): The Effects of Sample treatment and Diagenesis on the Isotopic Integrity of Carbonate in Biogenic Hydroxylapatite.- *Journal of Archeological Science* 24: 417-429.
- KÖRNER, C., FARQUHAR, G.D. & WONG, S.C. (1991): Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. - *Oecologia* 88: 30-40.
- KURTÉN, B. (1976): *The Cave Bear Story. Life and Death of a Vanished Animal.*- 163 pp. Columbia University Press, New York.
- LEE-THORP, J.A. (2008): On isotopes and old bones.- *Archaeometry* 50: 925-950.

- LIDÉN, K. & ANGERBJÖRN, A. (1999): Dietary change and stable isotopes: a model of growth and dormancy in cave bears.- *Proceedings of the Royal Society London B* 266: 1779-1783.
- LOHUIS, T.D., HARLOW, H.J. & BECK, T.D.I. (2007): Hibernating black bears (*Ursus americanus*) experience skeletal muscle protein balance winter anorexia.- *Comparative Biochemistry and Physiology B* 147: 20-28.
- MACKIEWICZ, P., WISZNIEWSKA, T., OLEJNICZAK, A.J., STEFANIAK, K., SOCHA, P. & NADACHOWSKI, A. (2010): Analysis of dental enamel thickness in bears with special attention to *Ursus spelaeus* and *U. wenzensis* (= *minimus*) in comparison to selected representatives of mammals.- in: NOWAKOWSKI, D. (ed.): *Morphology and Systematics of Fossil Vertebrates*, 59-76. DN Publisher, Wrocław.
- MADURELL-MALAPEIRA J., ALBA, D. M. & MOYÀ-SOLÀ, S. (2009): Carnivora from the late Early Pleistocene of Cal Guardiola (Terrassa, Vallès-Penedès Basin, Catalonia, Spain).- *Journal of Paleontology* 83: 969-974.
- MARINO, B.D., McELROY, M.B., SALAWITCH, R.J. & SPAULDING, W.G. (1992): Glacial-to-interglacial variations in the carbon isotopic composition of atmospheric CO<sub>2</sub>.- *Nature* 357: 461-465.
- MARTÍNEZ DEL RIO, C., WOLF, N., CARLETON, S.A. & GANNES, L.Z. (2009): Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments.- *Biological Reviews* 84: 91-111.
- MATHEUS, P.E. (1995): Diet and Co-ecology of Pleistocene Short-Faced Bears and Brown Bears in Eastern Beringia.- *Quaternary Research* 44: 447-453.
- MATTSON, D.J. (1998): Diet and Morphology of Extant and Recently Extinct Northern Bears.- *Ursus* 10: 479-496.
- MAZZA, P. & RUSTIONI, M. (1992): Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier.- *Palaeontographia Italica*, 79: 101-146.
- MAZZA, P., RUSTIONI, M. & BOSCAGLI, G. (1995): Evolution of ursid dentition, with inferences on the functional morphology of the masticatory apparatus in the genus *Ursus*.- in: CECCHI-MOGGI, J. (ed.): *Aspects of Dental Biology: Palaeontology, Anthropology and Evolution*, 147-157. Firenze.
- McCARROLL, D. & LOADER, N.J. (2004): Stable isotopes in tree rings.- *Quaternary Science Reviews* 23: 771-801.
- McCUTCHAN, J.H., LEWIS, W.M., KENDALL, C. & McGRATH, C.C. (2003): Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur.- *Oikos* 102: 378-390.
- McGEE, M.E., MAKI, A.J., JOHNSON, S.E., NELSON, O.L., ROBBINS, C.T. & DONAHUE, S.W. (2008): Decreased bone turnover with balanced resorption and formation prevent cortical bone loss during disuse (hibernation) in grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*).- *NIH Public Access* 42(2): 396-404.
- McLELLAN, B.N., SERVHEEN, C. & HUBER, D. (2008): *Ursus arctos*.- In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>
- MINAGAVA, M. & WADA, E. (1984): Stepwise enrichment of <sup>15</sup>N along food chains: Further evidence and the relation between δ<sup>15</sup>N and animal age.- *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.
- MIZUKAMI, R.N., GOTO, M., IZUMIYAMA, S., HAYASHI, H. & YOH, M. (2005a): Estimation of feeding history by measuring carbon and nitrogen stable isotope ratios in hair of Asiatic black bears.- *Ursus* 16(1): 93-101.
- MIZUKAMI, R.N., GOTO, M., IZUMIYAMA, S., YOH, M., OGURA, N. & HAYASHI, H. (2005b): Temporal diet changes recorded by stable isotopes in Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) hair.- *Isotopes in Environmental and Health Studies* 41(1):87-94.
- MOWAT, G. & HEARD, D.C. (2006): Major components of grizzly bear diet across North America.- *Canadian Journal of Zoology* 84: 473-489.
- NELSON, D.E., ANGERBJÖRN, A., LIDÉN, K. & TURK, I. (1998): Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear.- *Oecologia* 116: 177-181.
- NOWAK, R. M. (2005): *Walker's Carnivores of the World*.- 313 pp. The Johns Hopkins University Press, Baltimore and London.
- NOZAKI, E., AZUMA, S., AOI, T., TORII, H., ITO, T. & MAEDA, K. (1983): Food habits of Japanese black bear.- *International Conference of Bear Research and Management* 5: 106-109.
- O'CONNELL, T.C. & HEDGES, R.E.M. (1999): Isotopic Comparison of Hair and Bone: Archaeological Analyses.- *Journal of Archaeological* 26: 661-665.
- O'LEARY, M.H. (1981): Carbon isotope fractionation in plants.- *Phytochemistry* 20: 553-67.
- O'LEARY, M.H. (1988): Carbon isotopes in photosynthesis.- *Bioscience* 38: 328-336.
- PACHER, M. & STUART, A. (2009): Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*).- *Boreas* 38(2): 189-206.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CARLOS, J.A., JANIS, C.M. & GRÖCKE, D.R. (2008b): Tracing the ecophysiology of ungulates and predator-prey relationships in an early Pleistocene large mammal community.- *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266: 95-111.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CARLOS, J.A., JANIS, C.M., FIGUEIRIDO, B., TORREGROSA, V. & GRÖCKE, D.R. (2008a): Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community.- *Palaios* 23: 724-737.

- PARKS, E.K., DEROCHE, A.E. & LUNN, N.J. (2006): Seasonal and annual movement patterns of polar bears on the sea ice of Hudson Bay.- *Canadian Journal of Zoology* 84: 1281-1294.
- PARTRIDGE, S.T., ZIEGELTRUM, G.J. & ROBBINS, C.T. (2001): Impacts of supplemental feeding on the nutritional ecology of black bears.- *Journal of Wildlife Management* 65(2): 191-199.
- PASITSCHNAK-ARTS, M. (1993): *Ursus arctos*.- *Mammalian Species*, 439: 1-10.
- PASSEY, B.H., ROBINSON, T.F., AYLIFFE, L.K., CERLING, T.E., SPONHEIMER, M., DEARING, M.D., ROEDER, B.L. & EHRLINGER, J.R. (2005): Carbon isotope fractionation between diet, breath CO<sub>2</sub>, and bioapatite in different mammals.- *Journal of Archaeological Science* 32: 1459-1470.
- PEIGNÉ, S., GOILLOT, C., GERMONPRÉ, M., BLONDEL, C., BIGNON, O. & MERCERON, G. (2009): Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium.- *Proceedings of the National Academy of Sciences* 36: 15390-15393.
- PETERSON, B.J. & FRY, B. (1987): Stable Isotopes in Ecosystem Studies.- *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 293-320.
- PHILLIPS, D. L. (2001): Mixing models in analyse of diet using multiple isotopes: a critique.- *Oecologia* 127: 166-170.
- PHILLIPS, D.L. & GREGG, J.W. (2001): Uncertainty in source partitioning using stable isotopes.- *Oecologia* 127: 171-179.
- PHILLIPS, D.L. & GREGG, J.W. (2003): Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources.- *Oecologia* 136: 261-269.
- PHILLIPS, D.L. & KOCH, P.L. (2002): Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models.- *Oecologia* 130: 114-125.
- PHILLIPS, D.L. & NEWSOME, S.D. (2005): Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods.- *Oecologia* 144: 520-527.
- PINTO LLONA, A.C. (2006): Comparative dental microwear analysis of cave bears *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER, 1794 and brown bear *Ursus arctos* LINNAEUS, 1758.- *Scientific Annals, School of Geology, Aristotele University of Thessaloniky* 98: 103-108.
- POLISCHUK, S.C., HOBSON, K.A. & RAMSAY, M.A. (2001): Use of stable-carbon and -nitrogen isotopes to assess weaning and fasting in female polar bears and their cubs.- *Canadian Journal of Zoology* 79: 499-511.
- PRITCHARD, G.T. & ROBBINS, C.T. (1990): Digestive and metabolit efficiencies of grizzly and black bears.- *Canadian Journal of Zoology* 68: 1645-1651.
- RABEDER, G., HOFREITER, M., NAGEL, D., WITHALM, G. (2004): New Taxa of Alpine Cave Bears (Ursidae, Carnivora).- *Cahiers scientifiques/Hors séries no. 2(2004)*: 49-67.
- RABEDER, G., NAGEL, D. & PACHER, M. (2000): *Der Höhlenbär*.- 111 pp. Jan Thorbecke Verlag, Stuttgart.
- RAMSAY, M.A. & HOBSON, K.A. (1991): Polar bears make little use of terrestrial food webs: evidence from stable-carbon isotope analysis.- *Oecologia* 86: 598-60.
- RIGG, R. & GORMAN, M. (2005): Potrava medveďa hnedého (*Ursus arctos*): Nové výsledky z tatranskej oblasti a porovnanie výskumu.- *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku* 7: 61-79.
- RICHARDS, M. P., PACHER, M., STOLLER, M., HOFREITER, M., CONSTANTIN, S., ZILHÃO, J. & TRINKAUS, E. (2008): Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Pesteră cu Oase, Romania.- *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 600-604.
- ROBBINS, C.T., FELICETTI, L.A. & SPONHEIMER (2005): The effect of dietary protein quality on mitogen isotope discrimination in mammals and birds.- *Oecologia* 144: 534-540.
- ROBBINS, C.T., FORTIN, J.K., RODE, K.D., FARLEY, S.D., SHIPLEY, L.A. & FELICETTI, L.A. (2007): Optimizing protein intake as a foraging strategy to maximize mass gain in an omnivore.- *Oikos* 116: 1675-1682.
- ROBBINS, C.T., HILDERBRAND, G.V. & FARLEY, S.D. (2002): Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing mdels: a response to Phillips and Koch (2002).- *Oecologia* 133: 10-13.
- ROBBINS, C.T., SCHWARTZ, C.C. & FELICETTI, L.A. (2004): NUTRITIONAL ECOLOGY OF URSIDS: A REVIEW OF NEWER METHODS AND MANAGEMENT IMPLICATIONS.- *URSUS* 15(2): 161-171.
- ROBBINS, C.T. & RODE, K.D. (2000): Why bears consume mixed diets during fruit abundance.- *Canadian Journal of Zoology* 78: 1640-1645.
- RODE, K.D., ROBBINS, C.T. & SHIPLEY, L.A. (2001): Constraints on herbivory by grizzly bears.- *Oecologia* 128: 62-71.
- ROSENG-ASVID, A. (2006): The influence of climate variability on polar bear (*Ursus maritimus*) and ringed seal (*Pusa hispida*) population dynamics.- *Canadian Journal of Zoology* 84: 357-364.
- ROTH, J.D. & HOBSON, K.A. (2000): Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive red fox: implications for dietary reconstruction.- *Canadian Journal of Zoology* 78: 848-852.
- ROUNDS, R.C. (1987): Distribution and analyses of colourmorphs of the black bear (*Ursus americanus*).- *Journal of Biogeography* 14: 521-538.



- SACCO, T. & VALKENBURGH, B. (2004) Ecomorphological Indicators of Feeding Behaviour in the Bears (Carnivora: Ursidae).- Journal of Zoology 263:41-54.
- SCHLIEBE, S., WIIG, Ø., DEROCHE, A. & LUNN, N. (2008) *Ursus maritimus*.- in: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>
- SCHUBERT, B.W., HULBERT, J.R., R.C., MACFADDEN, B.J., SEARLE, M. & SEARLE, S. (2010): Giant Short-Faced Bears (*Arctodus simus*) in Pleistocene Florida USA, a Substantial Range Extension.- Journal of Paleontology 84(1): 79-87.
- SCHWARTZ, C.C., MILLER, S.D. & HAROLDSON, M.A. (2003): Grizzly bears.- in: FELDHAMER, G.A., THOMPSON, B.C. & CHAPMAN, J.A. (eds.): Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation, 556-586. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- SORKIN, B. (2006): Ecomorphology of the giant short-faced bears *Agriotherium* and *Arctodus*.- Historical Biology 18(1): 1-20.
- SPONHEIMER, M., ROBINSON, T., AYLIFFE, L., PASSEY, B., ROEDER, B., HAMMER, J., PASSEY, B., WEST, A., CERLING, T., DEARING, D. & EHLERINGER, J. (2003a): Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair  $\delta^{15}\text{N}$  values from a controlled feeding study.- International Journal of Osteoarchaeology 13: 80-87.
- SPONHEIMER, M., ROBINSON, T., AYLIFFE, L., PASSEY, B., ROEDER, B., SHIPLEY, L., LOPEZ, E., CERLING, T., DEARING, D. & EHLERINGER, J. (2003b): An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores.- Canadian Journal of Zoology 81: 871-876.
- STINER, M.C., ACHYUTHAN, H., ARSEBÜK, G., HOWELL, F.C., JOSEPHSON, S.C., JUELL, K.E., PIGATI, J. & QUADE, J. (1998): Reconstructing cave bear paleoecology from skeletons: a cross-disciplinary study of middle Pleistocene bears from Yarımburgaz Cave, Turkey.- Paleobiology 24: 74-98.
- SWENSON, J.E., ADAMIČ, M., HUBER, D. & STOKKE, S. (2007): Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe.- Oecologia 153: 37-47.
- TABOADA, M., FERNÁNDEZ MOSQUERA, D., LÓPEZ GONZÁLEZ, E., GRANDAL D'ANGLADE, A. & VIDAL ROMANÍ, J.R. (1999): Paleoecological implications inferred from stable isotopic signatures ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in bone collagen of *Ursus spelaeus* ROS.-HEIN.- Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe 24: 73-87.
- TABOADA, M., LÓPEZ GONZÁLEZ, F. & GRANDAL D'ANGLADE, A. (2001): Identifikation of ambiguous fossil bone remains following  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  isotopic signals on bone collagen.- Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe 26: 281-288.
- THIEMANN, G.W. (2008): Using fatty acid signatures to study bear foraging: Technical considerations and future applications.- Ursus 19(1): 59-72
- VANDERKLIFT, M.A. & PONSARD, S. (2003): Source of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis.- Oecologia 136: 169-182.
- VULLA, E., HOBSON, K.A., KORSTEN, M., LEHT, M., MARTIN, A.-J., LIND, A., MÄNNIL, P., VALDMANN, H. & SAARMA, U. (2009): Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens.- Annales Zoologici Fennici 46: 395-451.
- WELCH, C.A., KEAY, J., KENDALL, K.C. & ROBBINS, C.T. (1997): Constraints on frugivory by bears.- Ecology 78: 1105-1119.
- WERNER, R.A. & BRAND, W.A. (2001): Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis.- Rapid Communications in Mass Spectrometry 15: 501-519.
- WISZNIOWSKA, T. (2010): Analysis of dental enamel thickness in bears with special attention to *Ursus spelaeus* and *U. wenzensis* (= *minimus*) in comparison to selected representatives of mammals.- in: NOWAKOWSKI, D. (ed.): Morphology and Systematics of Fossil Vertebrates, 124-141. Wrocław, DN Publisher.
- WOLF, N., CARLETON, S.A. & MARTÍNEZ DEL RIO, C. (2009): Ten years of experimental animal isotopic ecology.- Functional Ecology 23: 17-26.
- ZIN-MAUNG-MAUNG-THEIN, TAKAI, M., UNO, H., WYNN, J.G., EGI, N., TSUBAMOTO, T., THAUNG-HITKE, AUNG-NAING-SOE, MAUNG-MAUNG, NISHIMURA, T. & YONEDA, M. (2011): Stable isotope analysis of the tooth enamel of Chaingzauk mammalian fauna (late Neogene, Myanmar) and its implication to paleoenvironment and paleogeography.- Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 300: 11-22.